Die
Hydratur der Pflanze

Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung

(Untersuchungen über den osmotischen Wert)

von

Heinrich Walter

a.o. Professor an der Universität Heidelberg

Mit 73 Abbildungen im Text

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1931

Meiner lieben Frau Erna

meiner treuen Reisegefährtin und Mitarbeiterin

gewidmet

Vorwort.

Die vorliegende Zusammenfassung ist das Resultat von langjährigen Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen. Nicht nach einem von vornherein feststehenden Plane sind sie durchgeführt worden. Vielmehr war der Ausgangspunkt eine vor über 10 Jahren zufällig auf Helgoland gemachte Beobachtung an Bangia-Zellen, die zur Feststellung der Plasmaquellungskurve führte. Zwangsläufig ergaben sich daraus die weiteren Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Plasmaquellung und den verschiedenen physiologischen Funktionen der Pflanzen. Immer weitere Fragen schlossen sich an, bis auf Grund von eingehenden Literaturstudien die Bedeutung des osmotischen Wertes für den Wasserhaushalt der Pflanzen und das Xerophytenproblem erkannt wurde. Damit war der Übergang von rein physiologischen Untersuchungen zu mehr ökologischen gegeben. Es erwies sich vor allen Dingen als notwendig, ein umfangreiches Tatsachenmaterial zu schaffen und die mehr spekulativen Betrachtungen zurückzustellen.

Dieses Tatsachenmaterial liegt jetzt in größerem Umfange vor. Schon die in verschiedenen Teilen von Europa zum Teil unter extremen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse ließen klar und deutlich die zentrale Stellung des osmotischen Wertes bei allen den Wasserhaushalt der Pflanzen betreffenden Fragen erkennen. Aber erst die während eines ganzen Jahres in den verschiedenen Teilen der Vereinigten Staaten, namentlich aber in der Kakteenwüste von Arizona durchgeführten Untersuchungen haben zur endgültigen Klärung und zum scharfen Herausarbeiten des Hydraturbegriffes beigetragen.

Es schien uns zweckmäßig zu sein, zunächst die allgemeinen Ergebnisse, die es uns erlauben, den Wasserhaushalt der Pflanzen von neuen Gesichtspunkten aus zu betrachten, in möglichst knapper Form und unter Weglassen von langen Tabellen darzustellen. Die angeführten Beispiele dürften vorläufig genügen, um die Genauigkeit der Methode zu zeigen und als Unterlage für die entwickelten Ansichten zu dienen.

Das gesamte übrige Zahlenmaterial, das schon zum größten Teile durchgearbeitet vorliegt, soll nach und nach veröffentlicht werden, zugleich mit einer genaueren Beschreibung der Vegetationsverhältnisse in den einzelnen Gebieten von Nordamerika (Arizonawüste, Präriengebiet, Nadelwaldstufe, alpine Region), da deren Kenntnis Voraussetzung für die richtige Beurteilung des erhaltenen Tatsachenmaterials ist. Auch die anatomisch-morphologische Bearbeitung der Wüstenpflanzen ist vorläufig zurückgestellt worden.

Es war unsere Aufgabe, die Bedeutung des Hydraturzustandes im Leben der Pflanze aufzuzeigen. Dadurch kann leicht der Eindruck erweckt werden, als ob nun alles durch die Hydratur erklärt werden soll. Nichts liegt uns ferner. Die Hydratur ist nur ein Faktor unter vielen. Sie

spielt wohl fast überall bei den Lebenserscheinungen der Pflanze mit herein, aber doch in sehr verschiedenem Grade. Während sie in der Wüste von *ganz ausschlaggebender Bedeutung ist*, tritt sie in unserem Gebiete sehr stark zurück. Was für eine Rolle ihr in jedem Einzelfalle zukommt, läßt sich nicht voraussagen, sondern muß durch weitere Untersuchungen geklärt werden. Wir wollten nur die Aufmerksamkeit auf diesen bisher nicht beachteten Faktor lenken.

Auf allen meinen Reisen hat mich meine Frau, Dr. Erna Walter, geb. Schenck, begleitet und bei den Untersuchungen unterstützt. Der Aufenthalt in Amerika wurde durch ein Stipendium der Rockefeller Foundation ermöglicht. Im Desert Laboratory (Tucson, Arizona) und im Alpine Laboratory (Manitou, Colorado) der Carnegie Institution of Washington, sowie im Department of Botany der Universität von Nebraska wurden Verf. in entgegenkommendster Weise Arbeitsplätze zur Verfügung gestellt.

Die Vorstände dieser Institute und deren Mitarbeiter: Dr. F. Shreve, Dr. D. T. Mac Dougal, Dr. H. Spoehr, Dr. J. E. Weaver, Dr. F. E. Clements und Dr. F. Long haben uns durch das an der Arbeit gezeigte Interesse, durch viele Ratschläge und die Beschaffung aller notwendigen Hilfsmittel zu wärmstem Dank verpflichtet. Eine Reihe von Fachgenossen war so freundlich, mir die Ergebnisse ihrer Untersuchungen noch vor dem Erscheinen im Druck zur Verfügung zu stellen und so deren Auswertung zu ermöglichen. Ihnen, sowohl wie dem Herrn Verleger, der allen meinen Wünschen stets bereitwilligst entgegenkam, sage ich meinen besten Dank.

Heidelberg, im Mai 1931.
(Botanisches Institut.)

H. Walter.

Inhaltsverzeichnis.

III. Teil. Die Hydraturverhältnisse der höheren (homoiohydren) Pflanzen.

Seite

IV. Teil. Anhang.

Einleitung.

Die experimentell-ökologischen Untersuchungen über den osmotischen Wert bei höheren Pflanzen, von denen hier eine allgemeine Zusammenfassung gegeben werden soll, wurden vom Verfasser 1927 begonnen. Im ganzen liegen bisher über 3500 Bestimmungen vor, die alle nach der vom Verfasser ausgearbeiteten Methode ausgeführt wurden und deshalb streng vergleichbar sind.

Von diesen Bestimmungen entfallen etwa 1500 auf Europa und etwa 2000 auf Nordamerika. Während von den ersteren die Untersuchungen in Ungarn, bei Heidelberg und im Mittelmeergebiet bereits zum größten Teil veröffentlicht worden sind (vgl. H. Walter 1929 a, b, c, H. Walter und E. Walter 1929, 1931, Volk 1931 und Braun-Blanquet und Walter 1931) wurden die letzteren noch nicht ausgewertet.

Da wir aber bei der Besprechung der höheren Pflanzen häufig Beispiele aus diesen Untersuchungen des letzten Jahres in Amerika herausgreifen werden, so sei der besseren Verständlichkeit wegen hier eine kurze Übersicht über die Untersuchungszeit, das Untersuchungsgebiet und die allgemeinen Vegetationsverhältnisse gegeben.

Die Vegetation der Vereinigten Staaten von Nordamerika (s. Abb. 1) zeigt eine deutliche klimatische Gliederung (Clements 1920, Livingston und Shreve 1921, Shantz und Zon 1924, Weaver und Clements 1929). Das ganze Gebiet im Osten mit vorherrschenden Sommerregen wird von Laubwäldern eingenommen, nur im Nordosten reicht das nördliche Nadelwaldgebiet noch bis in die Vereinigten Staaten herein. Das Laubwaldgebiet zerfällt seinerseits in einzelne Klimaxgebiete. Als wichtigste Klimaxgesellschaften seien im Osten genannt: die Zuckerahorn-Buchenwälder mit dominierenden *Acer saccharum* und *Fagus grandifolia* mehr im Norden und die Eichen-Kastanienwälder mit *Castanea dentata*, *Quercus prinus*, *Quercus coccinea* und *Liriodendron tulipifera* im Süden. Im Südosten sind den Laubbäumen verschiedene Kiefernarten beigemischt, die stellenweise auch dominieren können. An diese Gesellschaften schließen sich nach Westen hin die Eichen-Hickorywälder an. Hier herrschen verschiedene *Quercus*-Arten (*Qu. rubra*, *Qu. velutina*, *Qu. alba* und *Qu. macrocarpa*), sowie mehrere *Hicoria*-Arten (*H. ovata*, *H. alba* und *H. pecan*) vor. Noch weiter westlich nimmt die Zahl der Laubholzarten immer mehr ab, bis die Wälder ganz verschwinden und das Grasland beginnt. Dieses erstreckt sich westlich bis zu den Rocky Mountains und zum Teil noch herauf auf die Hochebenen. Es weist ebenfalls mehrere Klimaxzonen in Abhängigkeit von den Niederschlags- und den Temperaturverhältnissen auf. Der östliche Teil des Graslandes, von hohen Gräsern (*Andropogon*- und *Stipa*-Arten) und Stauden gebildet, wird als Prairie bezeichnet (s. Abb. 29), während der westliche schon höher gelegene Teil mit ungünstigen Niederschlagsverhältnissen Kurzrasengesellschaften trägt (*Bouteloa*- und *Bulbilis*-Arten) und Great Plains genannt wird.

(*Pinus edulis*) mit *Juniperus*, bilden die untere Baumgrenze bei etwa 1600 m. Daran schließen sich die Nadelwaldstufen an mit *Pinus ponderosa-scopulorum*, *Pseudotsuga Douglasii* und *Picea Engelmannii*. Letztere bildet als Krummholz zusammen mit hochstämmiger *Pinus aristata* die Baumgrenze bei etwa 3700 m. An diese schließt sich ein schmaler durch *Salix*-Arten gebildeter Gebüschgürtel, der in die alpinen Rasengesellschaften (Elyneten) übergeht. Mit zunehmender Höhe wird die Vegetationsdecke immer lockerer, es verbleiben nur Fels- und Geröllgesellschaften. Auf den über 4300 m hinausragenden und fast ganz schnee- und eisfreien Gipfeln findet man nur noch Flechten.

Damit haben wir kurz die Verhältnisse in den Gebieten angedeutet, in denen die meisten Untersuchungen während des Aufenthaltes in den Vereinigten Staaten vom 7. Okt. 1929 bis 15. Okt. 1930 ausgeführt wurden. Die Zeit vom 15. Okt. 1929 bis zum 3. April 1930 konnte für Untersuchungen im warmen südlichen Arizona ausgenützt werden und fiel hier mit der extrem trockenen Nachsommerzeit und der Winterregenperiode zusammen. Als Stützpunkt diente das Desert Laboratory der Carnegie Institution of Washington. Auf kürzeren oder längeren Exkursionen wurden die benachbarten Gebirge, das nördliche Mexiko bis zum Golf von Kalifornien und das nördliche Arizona bis zum Grand Canyon, dem San Franzisco Peak und der Painted Desert besucht.

Die Untersuchungen wurden im Sommer im Prairiengebiet fortgeführt. Als Basis diente das botanische Institut der Universität Lincoln, Nebraska, und das Alpine Laboratory bei Manitou am Pikes Peak in Colorado.

In die Untersuchungen einbezogen wurde das ganze Graslandgebiet von der Grenze der Laubwaldregion im Westen des Missouriflusses bis zu den Rocky Mountains und anschließend alle Höhenstufen bis zu den höchsten Gipfeln (Pikes Peak 4303 m, Grays and Torreys Peak 4375 m).

Weitere Exkursionen im Auto und mit Zeltausrüstung gaben die Möglichkeit, Stichproben aus verschiedenen Gebieten des von Menschen noch kaum veränderten Westens bis herauf zum Yellowstone Park im Norden zu entnehmen. Im ganzen wurden 20000 km zurückgelegt und der Kontinent vom Stillen bis zum Atlantischen Ozean durchquert. Auf der Vegetationskarte (s. Abb. 1) sind die hier genannten Orte und die Exkursionsrouten eingetragen.

I. Teil.

Allgemeines.

1. Der Begriff der Hydratur.

In allen bisherigen Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanze ist immer nur die Wassermenge berücksichtigt worden. So bestimmte man die Wassermenge, die in den Pflanzen enthalten ist, d. h. ihren Wassergehalt oder die Wassermenge, die durch die Pflanze abgegeben wird, d. h. ihre Transpiration oder die aufgenommene und durch die Pflanze geleitete Wassermenge, schließlich auch die Beziehungen zwischen Ernteertrag und verbrauchter Wassermenge usw. Auch die Saugkraftuntersuchungen oder die Bestimmungen des osmotischen Wertes bezweckten in erster Linie die Feststellung der Kraft oder der maximal möglichen Kraft, die es der Pflanze erlaubt, weitere Wassermengen aufzunehmen.

Es scheint uns aber, daß solche Untersuchungen allein noch nicht die Möglichkeit geben, ein richtiges Verständnis des Wasserhaushaltes einer Pflanze zu erlangen. Nicht auf die „Wassermenge" in der Pflanze kommt es in erster Linie an, sondern auf den „Wasserzustand".

Was verstehen wir unter Wasserzustand? Um das zu erläutern, knüpfen wir am besten an die Wärmeverhältnisse an. Es ist jedem geläufig, daß man streng zwischen Wärmemenge und Wärmezustand, den man als Temperatur bezeichnet, unterscheiden muß. Bringt man zwei Körper von ungleicher Temperatur zusammen, so entsteht ein Wärmegefälle, das nur von der Temperatur und nicht von den in beiden Körpern enthaltenen Wärmemengen abhängig ist. Es kann eine Wärmeleitung vom Körper mit geringerer Wärmemenge zum Körper mit größerer Wärmemenge stattfinden, wenn im zweiten Falle die Temperatur niedriger ist. Wir wissen ferner, daß für den Ablauf der Lebensfunktionen im Organismus der Wärmezustand, d. h. die Temperatur, viel wichtiger ist als die im Organismus enthaltene Wärmemenge in Kalorien. Der Biologe ist gewohnt, stets nur die Temperatur zu berücksichtigen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in bezug auf das Wasser[1]). Das Vorhandensein eines Gefälles deutet stets an, daß der „Wasserzustand" zu beiden Seiten des Gefälles nicht gleich ist. Ein solches Gefälle stellt sich z. B. ein, wenn wir einen Wassertropfen in einen nicht mit Wasserdampf gesättigten Raum bringen, wenn wir eine konzentrierte Lösung mit Wasser überschichten oder durch eine halbdurchlässige Membran vom Wasser trennen, wenn wir einen trockenen Quellkörper mit einem Ende ins Wasser tauchen usw. Dieses Gefälle wird stets erhalten bleiben, bis der „Wasserzustand" im Raume ein einheitlicher ist.

In der Physik werden diese Verhältnisse berücksichtigt. Man spricht vom Feuchtigkeits- oder Dampfspannungsgefälle, vom Diffusions- oder

---

1) Der Vergleich der Wärmeverhältnisse mit den Wasserverhältnissen ist hier nur bildlich gedacht und wird nur der größeren Anschaulichkeit wegen angeführt.

osmotischen Gefälle, vom Quellungsgefälle usw. Meist werden diese Vorgänge in der Physik getrennt behandelt. Der Physiker kann es tun; denn er hat die Möglichkeit, entweder den einen oder den anderen Vorgang getrennt zu untersuchen. Der Pflanzenphysiologe dagegen muß fast stets alle diese Erscheinungen gleichzeitig berücksichtigen. Betrachten wir z. B. das Wasser auf dem Wege aus dem Boden durch die Pflanze bis in die Atmosphäre, so haben wir es im Boden mit Lösungen, Quellungsvorgängen und Kapillaritätserscheinungen zu tun. Dasselbe gilt auch für die Pflanze selbst, wobei noch komplizierte hydrophile Kolloide dazu kommen, während in der Luft das Wasserdampfsättigungsdefizit für die Diffusion der Wassermoleküle ausschlaggebend ist. Um alle diese Verhältnisse miteinander vergleichen zu können, müssen wir sie auf einen Nenner bringen und mit einem Maß messen.

In Analogie zum Wärmezustand — der Temperatur — schlagen wir für den „Wasserzustand" die Bezeichnung **Hydratur**[1]) vor. Als Maß für die Hydratur können wir die relative Dampfspannung benützen. Die Hydratur ist also gleich 100, wenn wir es mit wasserdampfgesättigter Luft, mit reinem Wasser oder einem Quellkörper im Quellungsmaximum zu tun haben. Die Hydratur ist unter 100, entsprechend der relativen Dampfspannung, wenn es sich um nicht gesättigte Luft, eine Lösung oder einen nicht maximal gequollenen Quellkörper handelt.

Alle anderen Faktoren, namentlich die Temperatur und den hydrostatischen Druck, als gleich angenommen, wird das Wassergefälle nur von der Hydratur und nicht von der Wassermenge abhängen. Es kann ein Quellkörper mehr Wasser enthalten als ein anderer, wenn aber die relative Dampfspannung an seiner Oberfläche geringer ist, so wird er doch dem zweiten Wasser entziehen.

Da zwischen der relativen Dampfspannung einer Lösung und derem osmotischen Wert ganz bestimmte Beziehungen bestehen, so kann uns auch der osmotische Wert einen Hinweis auf den Hydraturzustand geben. Man muß dabei nur beachten, daß einer Zunahme des osmotischen Wertes eine Abnahme der Hydratur und umgekehrt entspricht.

Die Beziehungen zwischen der relativen Dampfspannung, also auch der Hydratur, und dem osmotischen Wert werden durch folgende einfache Formel wiedergegeben:

$$P_T = \frac{1000 \cdot s \cdot R \cdot T}{M} \cdot \frac{p_0 - p}{p} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots 1$$

dabei bedeutet: P_T den osmotischen Wert einer Lösung bei der Temperatur T, s das spezifische Gewicht des Lösungsmittels, R die Gaskonstante, T die absolute Temperatur, M das Molekulargewicht des Lösungsmittels, p_0 die maximale Dampfspannung des Lösungsmittels bei der Temperatur T

1) Man darf „Hydratur" nicht mit „Hydration" oder „Hydratation" verwechseln, die den Quellungszustand durch die im Quellkörper enthaltene Wassermenge ausdrücken oder die von Ionen festgehaltene Wassermenge bezeichnen. Philologisch ist die Zusammensetzung des Wortes „Hydratur" nicht ganz einwandfrei, aber es schließt sich an die vollkommen eingebürgerten Bezeichnungen Hydrate, Hydratation usw. an.

und p die entsprechende Dampfspannung der Lösung. Die relative Dampfspannung ist dabei $h = \frac{p}{p_0}$. Einer Abnahme der relativen Dampfspannung um 1% entspricht bei hohen Hydraturgraden eine Zunahme des osmotischen Wertes von etwa 13,5 Atmosphären.

Diese Formel ist für unendlich verdünnte Lösungen abgeleitet worden; aber sie ergibt noch für molare Rohrzuckerlösungen vollkommene Übereinstimmung der empirisch ermittelten osmotischen Werte mit den berechneten (vgl. H. Walter 1931a)[1]).

Für konzentrierte Lösungen hat Lewis eine genauere Formel abgeleitet. Sie lautet:

$$P_T - \tfrac{1}{2}\alpha P_T^2 = \frac{RT}{V_0} \ln \frac{p_0}{p} \quad \ldots \ldots \ldots 2$$

Die Bezeichnungen sind dieselben wie vorher; außerdem bedeutet α den Koeffizient der Kompressibilität des Lösungsmittels und V_0 dessen Molekularvolumen, d. h. $\frac{M}{s}$. Die Gleichung ist sehr genau unter der Voraussetzung, daß die Dämpfe des Lösungsmittels dem Boyleschen Gesetz gehorchen.

α ist für Wasser so klein, daß das zweite Glied auf der linken Seite der Gleichung bis zu Werten von $P_T = 200$ Atm. vernachlässigt werden kann, wenn man nur eine Dezimale berücksichtigt. Berechnet man P_T in Atmosphären, so lautet die Formel dann:

$$P_T = \frac{1000\, R \cdot T}{V_0} \ln \frac{p_0}{p} \quad \ldots \ldots \ldots 3$$

Formel 1 und 3 ergeben bei relativen Dampfspannungen über 80% genügend gut übereinstimmende Werte.

Der osmotische Wert läßt sich auch aus der Gefrierpunktserniedrigung einer Lösung berechnen. Die von Lewis abgeleitete Formel für konzentrierte Lösungen ist:

$$P = 12{,}06\, \Delta - 0{,}021\, \Delta^2 \quad \ldots \ldots \ldots 4$$

Hier wird mit P der osmotische Wert bei der Temperatur des Gefrierpunktes und mit Δ die Gefrierpunktserniedrigung bezeichnet. Die Gleichung ist selbst für P-Werte von mehreren hundert Atmosphären noch bis zu 0,1% genau.

Will man aus den so erhaltenen Werten P für eine beliebige Temperatur berechnen, so stößt das auf Schwierigkeiten; denn die übliche Gleichung $P_{t^0} = P_{0^0}\left(1 + \frac{t}{273}\right)$ gilt nur für ideale Lösungen. Um aber den Temperaturkoeffizienten für eine beliebige Lösung berechnen zu können, muß man die Verdünnungswärme der Lösung bei der entsprechenden Temperatur kennen. Sie ist aber nur für wenige Lösungen bekannt.

Da man für die Berechnung des Hydraturzustandes häufig die Beziehungen zwischen relativer Dampfspannung, osmotischem Wert, Gefrierpunktserniedrigung und Konzentration von bestimmten Vergleichs-

---

1) Die Ansicht von Ursprung und Blum, daß die Dampfspannung von isosmotischen Lösungen umgekehrt proportional ihren spezifischen Gewichten ist, beruht auf einem Irrtum.

lösungen braucht, so geben wir die wichtigsten diesbezüglichen Angaben tabellarisch im Anhang wieder.

Alle hier angeführten Beziehungen gelten nicht nur für echte Lösungen sondern auch für kolloide Lösungen und Quellkörper.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen dem Lösungsvorgang und dem Quellungsvorgang besteht nach den neueren Ansichten nicht. Doch sind unsere Vorstellungen von diesen Erscheinungen noch weit von einer vollständigen Klärung entfernt. Von den verschiedenen Theorien des osmotischen Druckes (vgl. Findlay) wollen wir hier nur das sehr anschauliche Bild anführen, das Lenard für Lösungen gibt, und das uns erlaubt, die osmotischen Vorgänge und die Erniedrigung der relativen Dampfspannung von denselben Gesichtspunkten aus zu betrachten.

Die Lösung eines festen Stoffes wird eingeleitet durch die Anlagerung der Lösungsmittelmoleküle, also in unserem Fall der Wassermoleküle an die Moleküle des sich lösenden Körpers. Es bilden sich große komplexe Moleküle, die sogenannten Lösungsmoleküle. Die Moleküle des festen Körpers werden dabei voneinander getrennt und gehen in Lösung.

Durch die Anwesenheit einer gewissen Anzahl von Lösungsmolekülen an der Oberfläche der Lösung wird die freie Oberfläche des Lösungsmittels, also des Wassers, verringert, und da die komplexen Lösungsmoleküle nicht verdampfen können, so muß eine Verminderung der relativen Dampfspannung der Lösung die Folge sein.

Haben wir eine Lösung, die durch eine semipermeable Wand vom Lösungsmittel, d. h. reinem Wasser getrennt ist, so wirkt die Membran wie ein Sieb — sie läßt die Wassermoleküle durch, nicht aber die komplexen Lösungsmoleküle. Da wiederum auf der einen Seite der Membran außer den Wassermolekülen noch die Lösungsmoleküle vorhanden sind, während auf der anderen sich nur Wassermoleküle vorfinden, so werden letztere in der Richtung vom Wasser zur Lösung zahlreicher übertreten. Es entsteht auf Seiten der Lösung ein hydrostatischer Überdruck — der osmotische Druck. Ein Gleichgewicht tritt ein, wenn dieser Druck die geringere Zahl der Wassermoleküle an der Membran auf der Seite der Lösung kompensiert. Dieser Druck muß um so größer sein, je konzentrierter die Lösung ist.

Diese Anschauung gibt uns nicht nur eine qualitative Vorstellung von den Vorgängen, sondern sie erlaubt es auch, daraus die quantitativen Beziehungen zwischen Konzentration einerseits und Dampfspannung und osmotischem Druck anderseits abzuleiten.

Genau dasselbe Bild können wir uns auch von den Quellungsvorgängen machen, nur genügt bei hydrophilen Quellkörpern mit einem Quellungsmaximum die Anlagerung von Wassermolekülen nicht, um eine völlige Ablösung der Mizellen des Quellkörpers zu bewirken. Letztere werden nur weiter auseinander gedrängt oder ihr Volumen wird vergrößert, und da sie das Bestreben haben, sich wieder zu nähern, so wirken sie schließlich einer weiteren Wasseranlagerung entgegen — das Quellungsmaximum ist dann erreicht. Bei Quellkörpern ohne Quellungsmaximum geht der Quellungsvorgang gleitend in einen Lösungsvorgang über. Wir müssen uns also vorstellen, daß sowohl in Lösungen als auch in Quellkörpern das Wasser zum Teil in gewisser Hinsicht gebunden ist und sich deshalb gegenüber reinem Wasser in einem anderen „Zustand" befindet.

Die Kräfte, die diese Wasserbindung hervorrufen, können verschiedener Art sein (vgl. die Zusammenfassung von Pallmann 1931). Die Ionenhydratation in Lösungen von Elektrolyten kann als elektrostatische Wirkung gedeutet werden und beruht auf dem Dipolcharakter des Wassermoleküls. Die Hydratation hängt von der Größe der Ionenladung und des Ionenradius ab. Bei Kolloiden spielen neben diesen elektrischen Kräften auch die Nebenvalenzkräfte eine Rolle, über die man im einzelnen nur ziemlich vage Vorstellungen hat. Sie sind insbesondere für die Biokolloide von Bedeutung und bedingen den Zusammenschluß der Moleküle zu Mizellen. Die organischen Kolloide bauen sich aus verschiedenen Radikalen auf, unter denen wir hydrophile, wie OH-, COOH-, COH-, NH_2-, -CO- usw., und hydrophobe und zugleich lipophile, wie CH_3-, -CH_2-, C_6H_5- usw., unterscheiden können. Je mehr hydrophile Radikale eine organische Verbindung enthält, desto größer ist ihre Affinität zum Wasser. Aus diesem Grunde sind Eiweißkörper und Kohlehydrate in besonders hohem Grade quellbar. Durch die Einlagerung von Wasser werden die den Zusammenschluß zu Mizellen bedingenden Nebenvalenzen zum Teil abgesättigt, wodurch ein Zerfall in Einzelmoleküle — die Hydrolyse — erleichtert wird. Im Gegensatz zur Zellulose sind beim Lignin aromatische Reste anzunehmen. Die Ligninmizelle ist deshalb viel weniger hydratisiert und infolgedessen auch beständiger. Über den Aufbau der sehr stark quellbaren Pektinstoffe ist noch zu wenig Sicheres bekannt.

2. Allgemeines über die Hydraturverhältnisse der Pflanzen.

Die Hydraturverhältnisse der Pflanze sind stets von den Außenbedingungen abhängig, aber bei den einzelnen Pflanzengruppen in sehr verschiedenem Maße.

Unter den tierischen Organismen unterscheiden wir in bezug auf die Wärmeverhältnisse zwischen poikilothermen oder den Kaltblütlern und den homoiothermen oder den Warmblütlern. Bei ersteren ist die Temperatur wechselnd und ganz von der Außenwelt abhängig, bei den zweiten ist sie nur geringeren Schwankungen unterworfen und von den Temperaturverhältnissen der Außenwelt in weitgehendem Maße unabhängig.

Etwas Ähnliches finden wir bei den Pflanzen in bezug auf das Wasser. Wir können poikilohydre Pflanzen und homoiohydre unterscheiden. Zu den ersten gehören die Algen, die Pilze, die Flechten und die Moose, zu den letzteren die Blütenpflanzen. Die erste Gruppe besitzt keine eigene Hydratur, sondern sie folgt ganz den Hydraturveränderungen der Außenwelt. Unter konstanten Außenbedingungen, wie bei den Algen im Wasser, beim Pilzmyzel im feuchten Boden oder den Moosen an feuchten Standorten sind auch die Hydraturverhältnisse dieser Pflanzen annähernd konstant. Sobald es sich aber um Standorte handelt, die periodisch starken Austrocknungen unterworfen sind, so machen diese Organismen alle Schwankungen der Außenwelt mit.

Abb. 2. Schematische Darstellung der Hydraturverhältnisse in der Pflanze und in ihrer Umgebung. Der stärkste Wasseraustausch zwischen Pflanze und Umgebung vollzieht sich an der absorbierenden Wurzeloberfläche und der transpirierenden Blattoberfläche (im Schema nur Unterseite). Die übrigen Oberflächen der Pflanze sind als relativ wasserundurchlässig angenommen (doppelte Konturen). Die punktierten Linien geben die Flächen gleicher Hydratur wieder. Das Hydraturgefälle ist zwischen Boden und Wurzel und innerhalb der Pflanze sehr gering, und nur an der Blattoberfläche sehr steil. Zwischen Boden und Luft ist das Gefälle in den obersten Bodenschichten und den untersten Luftschichten am steilsten. Pflanzen, die Wachstum zeigen, wurzeln (mit Ausnahme von Halophyten) stets in Bodenschichten, deren Hydratur nahezu 100% beträgt.

Anders verhält sich die höhere Pflanze. Der Boden, in dem sie wurzelt, zeigt stets eine hohe, ziemlich konstante Hydratur um 100 herum[1]). Die Luft, in der die Pflanze ihre Sprosse entfaltet, ist dagegen großen Hydraturschwankungen unterworfen. Die Feuchtigkeit kann unter extremen Wüstenverhältnissen bis zu einer relativen Dampfspannung von 25% und weniger heruntergehen. In dieses Hydraturgefälle zwischen Boden und Luft ist die Pflanze mit ihren Organen eingeschaltet (vgl. Gradmann 1928) und besitzt stets

1) Salzböden schließen wir aus unseren Betrachtungen aus.

eine mittlere den Verhältnissen im Boden näherkommende Hydratur (vgl. Abb. 2). Sie folgt den Veränderungen in der Außenwelt, aber doch nur in einem sehr geringen Maße. Sie vermag durch ihre Organisation und unter Ausnützung des zwischen Boden und Luft bestehenden Gefälles stets ihre eigene nur innerhalb gewisser Grenzen schwankende Hydratur aufrecht zu erhalten.

Nur unter extremen Bedingungen, wenn auch der Boden zeitweise ganz austrocknet, vermögen einige wenige Pflanzengruppen, wie z. B. die Kakteen und andere Sukkulenten sich auch gegen den Boden hin abzuschließen und ihre Hydratur eine gewisse Zeit ganz unabhängig von der Außenwelt zu behaupten. Ebenso wie man die homoiothermen Tiere nur unter den höchstorganisierten findet, so gehören auch zu den homoiohydren Pflanzen vor allen Dingen die Blütenpflanzen. In der Gruppe der Pteridophyten vollzieht sich gerade der Übergang. Hier finden wir noch einerseits reine poikilohydre Formen, die ein völliges Austrocknen vertragen (vgl. Teil II), während anderseits die größte Zahl der Arten sich schon genau so wie Blütenpflanzen verhält, aber meistens doch noch feuchte Standorte mit geringen Hydraturschwankungen vorzieht.

Wir können den Wasserhaushalt der homoiohydren Pflanzen nur verstehen, wenn wir berücksichtigen, daß es für die Pflanze mehr oder weniger gleichgültig ist, wieviel Wasser sie aufnimmt und wieder abgibt, und daß es ihr vielmehr darauf ankommt, unter den verschiedensten Außenbedingungen ihre Hydratur stets innerhalb gewisser Grenzen zu halten, die bei den einen Pflanzenarten sehr eng sind, bei den anderen dagegen weiter sein können.

Die Hydraturverhältnisse der höheren Pflanzen werden durch die Außenbedingungen beeinflußt, aber bei den einzelnen Arten in sehr verschiedenem Maße. Deshalb kann uns die Bestimmung der Außenfaktoren noch nichts über die eigentlichen Wasserverhältnisse, unter denen sich die Pflanze befindet, aussagen. Einen Einfluß auf die Pflanze werden veränderte Außenbedingungen nur dann ausüben, wenn sich die inneren Wasserverhältnisse der Pflanze selbst ändern. Um diese zu bestimmen, müssen wir die Hydratur der Pflanze kennen.

Es fragt sich, was verstehen wir darunter und wie bestimmen wir sie im Einzelfalle?

Die Hydratur ist in den einzelnen Teilen der Pflanze nicht einheitlich; sie wird in den Wurzeln im allgemeinen höher sein als in den Blättern. Wir müssen auch zwischen toten und lebenden Teilen einer Pflanze unterscheiden. Für die Wasserbewegung innerhalb der Pflanze sind tote und lebende Teile gleich wichtig. Der Ablauf der Lebensfunktionen dagegen hängt im allgemeinen nur von den lebenden Teilen der Pflanze — den Protoplasten der einzelnen Zellen ab. Beschäftigen wir uns nicht mit einer Spezialfrage des Wasserhaushaltes, wie z. B. der Transpiration oder der Wasserleitung, sondern wollen wir die Bedeutung des Wasserhaushaltes für das Leben der Pflanze im ganzen erfassen, so müssen wir in erster Linie die Hydraturverhältnisse des Protoplasmas berücksichtigen.

Um die Bestimmung der Hydratur des Protoplasmas zu erläutern, greifen wir zu folgendem Modellversuch: Wir denken uns in einem geschlossenen Gefäße eine bestimmte Lösung und einen Quellkörper, die durch eine Luftschicht voneinander getrennt sind. Ist die relative Dampfspannung der Lösung und des Quellkörpers anfangs nicht gleich, so wird eine Wasserverschiebung von der Stelle der höheren Spannung zu der-

jenigen der niederen stattfinden, bis im Gleichgewicht die relative Dampfspannung, also auch die Hydratur, überall gleich ist. Es genügt uns deshalb im Gleichgewichtszustande die Hydratur der Lösung zu bestimmen, um die Hydratur des Quellkörpers zu kennen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse in der typischen Pflanzenzelle. Der Lösung entspricht der Zellsaft in der Vakuole, dem Quellkörper — die wandständige Protoplasmaschicht und der Luftschicht — die semipermeable Membran an der Grenze beider. Im Gleichgewichtszustand (wir können diesen unter natürlichen Verhältnissen in der Pflanze stets annehmen, da alle Veränderungen sich nur sehr langsam vollziehen) muß die Hydratur des Protoplasmas stets gleich der Hydratur des Zellsaftes sein. Wenn wir also die Hydratur des Zellsaftes bestimmen, so kennen wir damit auch diejenige des Protoplasmas.

In seinen früheren Veröffentlichungen hat Verf. von „Plasmaquellung" gesprochen und als Maß derselben den osmotischen Wert benutzt. Da man aber unter Quellung oder Hydratation meistens die Aufnahme einer bestimmten Wassermenge oder die dadurch bedingte Volumzunahme versteht, so scheint es uns zweckmäßiger zu sein, diesen Ausdruck fallen zu lassen und an seiner Stelle die unmißverständliche Bezeichnung „Hydratur" zu gebrauchen.

In einem speziellen Falle bei den Karposporen von *Lemanea* konnte nachgewiesen werden, daß wir eine deutliche Abhängigkeit zwischen Quellung des Protoplasmas und relativer Dampfspannung besitzen, daß also mit steigender Hydratur auch der durch das Volumen ausgedrückte Quellungsgrad sich vergrößert und vice versa (vgl. H. Walter 1923). Die Quellungskurve zeigte dabei denselben Verlauf, wie bei leblosen Quellkörpern. Es ist sehr wahrscheinlich, daß normalerweise beim Plasma in den Pflanzenzellen einer Hydraturzunahme stets eine Quellung und einer Hydraturabnahme eine Entquellung entspricht. Doch lassen sich die Volumveränderungen nicht direkt messen, und es ist immerhin die Möglichkeit vorhanden, daß durch irgendwelche Vorgänge im Plasma, die z. B. eine Heraufsetzung des Quellungsmaximums bedingen, bei Abnahme der Hydratur eine Entquellung verhindert wird. Was wir aus der Hydratur des Zellsaftes erschließen können, ist direkt nur die Hydratur des Plasmas und nicht dessen Quellungszustand.

Es fragt sich nun, wie können wir die Hydratur des Zellsaftes bestimmen? Je nach der Art der Fragestellung wird man der einen oder der anderen Methode den Vorzug geben.

Betrachten wir zunächst eine isolierte Pflanzenzelle. Für sie gilt die Gleichung: Saugkraft der Zelle = Osmotischer Wert — Wanddruck. Mit den Hydraturverhältnissen der Außenwelt setzt sich ins Gleichgewicht die Saugkraft der Zelle und nicht der osmotische Wert. Wir begehen also, wenn wir die Hydratur der Außenwelt gleich der Hydratur des Plasmas setzen, einen gewissen Fehler, der durch den Wanddruck bedingt wird. Dieser Fehler kann vernachlässigt werden, wenn die Hydratur der Außenwelt gering ist und der Wanddruck nur wenige Atmosphären beträgt. So kann z. B. das wachsende Myzel eines Schimmelpilzes sich noch mit einer Dampfspannung von 85% ins Gleichgewicht setzen. Das würde einer osmotischen Saugkraft von etwa 220 Atmosphären entsprechen, der gegenüber ein Wanddruck von höchstens einigen Atmosphären keine Rolle spielt. Befindet sich dagegen eine Pflanzenzelle in fast dampfgesättigter Luft oder in einer Lösung mit einem geringen osmotischen Wert, so wird der Wanddruck schon sehr erheblich ins Gewicht fallen. In diesem Falle können wir über die Hydratur des Plasmas nur etwas aussagen, wenn wir den osmotischen Wert des Zellsaftes entweder nach der plasmolytischen oder kryoskopischen Methode bestimmen.

Haben wir es mit kompliziert gebauten höheren Pflanzen zu tun, so besagt die Bestimmung der Hydratur der Außenwelt schon aus dem

Grunde nichts, weil bei den homoiohydren Pflanzen die Hydratur ziemlich unabhängig von den Bedingungen der Außenwelt ist. Auch die Bestimmung der Saugkraft der Zellen würde uns nur einen Begriff von der relativen Dampfspannung in den Interzellularräumen geben. Um die Hydratur des Plasmas von den Zellen der einzelnen Gewebe oder Organe zu bestimmen, müssen wir also auch in diesem Falle den osmotischen Wert des Zellsaftes kennen.

Wir werden dabei aus Zweckmäßigkeitsgründen den osmotischen Wert selbst, in Atmosphären ausgedrückt, als Kennzeichnung des Hydraturzustandes verwenden und ihn nicht erst in die entsprechenden Werte der relativen Dampfspannung umrechnen. Denn die Hydratur der höheren Pflanzen bewegt sich meistens nur zwischen 100 und 96, was osmotischen Werten zwischen 0 und 55 Atmosphären entspricht. Die Angaben in Atmosphärenwerten werden deshalb in allen diesen Fällen viel anschaulicher sein. Bei geringen Hydraturgraden, wie z. B. bei den Grenzwerten der Schimmelpilzentwicklung ist es dagegen zweckmäßiger, wenn wir die Hydratur direkt angeben, also die relative Dampfspannung als Maßstab benutzen.

Die osmotischen Werte werden in der vorliegenden Arbeit stets in Atmosphären angegeben. Soweit dabei Angaben von anderen Autoren Verwendung finden, bei denen der osmotische Wert in Mol Rohrzucker, Mol KNO_3, oder Graden Celsius der Gefrierpunktserniedrigung ausgedrückt wird, wurde eine Umrechnung nach den im Anhang angeführten Tabellen vorgenommen.

II. Teil.

Die Hydraturverhältnisse der poikilohydren Pflanzen.

1. Die Schimmelpilze.

Wir beginnen unsere Betrachtungen mit den Schimmelpilzen, weil bei diesen der Hydraturbereich, innerhalb dessen aktive Lebensvorgänge und insbesondere Wachstum zu beobachten sind, am weitesten ist. Wir schließen dabei aus unseren Betrachtungen die Entwicklung von Pilzmyzelien in Lösungen mit Elektrolyten aus, da hierbei spezifische Ionenwirkungen, Permeabilitätserscheinungen usw. sich störend bemerkbar machen. Wir betrachten die Abhängigkeit der Entwicklung von der Hydratur der Außenwelt nur, soweit es sich um osmotische Erscheinungen ohne chemische Nebenwirkungen handelt. Da die Pilzmyzelien stets im engen Kontakt mit dem Außenmedium stehen, so dürfen wir die Hydratur des Außenmediums unter Vernachlässigung des Turgordruckes gleich der Hydratur des Plasmas setzen.

Es läßt sich leicht feststellen, daß die Entwicklung der Schimmelpilze nur von der Hydratur des Außenmediums und nicht von dessen Wassergehalt abhängt (H. Walter 1924 und 1926a).

Ein grober Orientierungsversuch kann uns das schon zeigen: In geschlossene Glasgefäße, mit verschiedenen Schwefelsäure- oder Salzlösungen, deren Konzentration so abgestuft ist, daß die relative Dampfspannung zwischen 100% und 80% beträgt, bringen wir eine Reihe nicht sterilisierter trockener Substanzen, die leicht schimmeln, wie Brot, Fleisch, Tabak, Holz, Samen, Gelatine usw. Die Gefäße hält man bei möglichst konstanter Temperatur. Nach einiger Zeit werden alle Gegenstände im Gefäß durch Wasseraufnahme, resp. -abgabe, die relative Dampfspannung der im Gefäße befindlichen Lösung angenommen haben. Dieselbe Hydratur werden auch die Sporen von den Schimmelpilzen und Bakterien besitzen, die sich auf der Oberfläche der Gegenstände befinden. Schon nach mehreren Tagen läßt sich feststellen, daß in allen Gefäßen mit einer Hydratur über 90% ein reges Bakterien-, resp. Schimmelpilzwachstum beginnt. Bei Hydraturen zwischen 90% und 85% sind es nur noch *Penicillium* und *Aspergillus*, die zu wachsen vermögen. Bei 85% ist das Wachstum so gering, daß es sich meistens nur mikroskopisch feststellen läßt, bei geringerer Hydratur tritt keine Entwicklung von Pilzen mehr ein. Bei einer Hydratur von 85% ist der Wassergehalt der einzelnen Substrate natürlich verschieden, weil die Quellungskurven, die die Abhängigkeit des Wassergehaltes von der relativen Dampfspannung angeben, für die einzelnen Quellkörper nicht denselben Verlauf aufweisen. Trotzdem liegt die absolute Grenze für die Entwicklung der Mikroorganismen für alle Substrate bei demselben Hydraturminimum von etwa 85%.

Untersucht man die einzelnen Mikroorganismen in Reinkulturen genauer, so läßt sich zeigen, daß die Hydraturminima für die einzelnen Arten

verschieden tief liegen. Abb. 3 zeigt uns die Versuchsanordnung, die es uns erlaubt, nicht nur die Minima für die einzelnen Arten festzustellen, sondern auch durch mikroskopische Messung den täglichen Zuwachs und die Wachstumsintensität bei verschiedener Hydratur zu bestimmen.

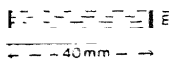



Abb. 3. Versuchsanordnung zur Messung der Wachstumsintensität von Schimmelpilzen bei verschiedener relativer Dampfspannung: Schälchen mit Kochsalz- oder Schwefelsäurelösung, darüber Deckglas mit Hängetropfenkultur.

Wir können die Mikroorganismen, soweit sie bisher untersucht wurden, nach ihrem Verhalten unter verschiedenen Hydraturbedingungen in drei Gruppen einteilen:

Gruppe I. Xerophile Arten:
Das Hydraturminimum liegt zwischen 90%—85%. Die Wachstumsintensität wird bis zu einer Hydratur von 95% nicht merklich gehemmt. Beispiele: *Penicillium* und *Aspergillus* spec.

Gruppe II. Mesophile Arten:
Das Hydraturminimum liegt zwischen 95 und 90%. Die Wachstumskurve beginnt schon von einer Hydratur gleich 98 oder 97% an abzufallen. Beispiel: *Rhizopus*, *Phycomyces* und Hefen.

Gruppe III. Hygrophile Arten:
Das Hydraturminimum liegt bei 95% oder höher. Die Wachstumskurve beginnt gleich von 100% an steil abzufallen. An der Grenze zu Gruppe II steht *Oidium lactis*. Sonst gehören hierher noch einige Pilze, wie z. B. *Merulius lacrimans*, *Chaetocladium* und die Mehrzahl aller Bakterien, namentlich auch die pathogenen Formen.

Auf Abb. 4 sind die Wachstumskurven dieser drei Gruppen zum Vergleich halbschematisch dargestellt.

Fragen wir uns, wie diese Einteilung mit dem Vorkommen der betreffenden Organismen unter natürlichen Bedingungen übereinstimmt, so sehen wir, daß die xerophilen Formen tatsächlich auch auf den trockensten Substraten auftreten. *Penicillium* und *Aspergillus* sind so gemeine Schimmelpilze gerade deshalb, weil ihr Hydraturminimum so niedrig ist, und sie infolgedessen am leichtesten noch zusagende Wachstumsbedingungen finden. Anderseits findet man den Milchschimmel und die Bakterienarten stets nur auf sehr wasserhaltigen Substraten oder bei hoher Luftfeuchtigkeit.

Abb. 4. Abhängigkeit der Wachstumsintensität von der relativen Dampfspannung bei Schimmelpilzen: *I* Kurve für xerophile Arten, *II* Kurve für mesophile Arten und *III* Kurve für hygrophile Arten. Die Ordinatenwerte sind bei den verschiedenen Kurven nicht miteinander vergleichbar (halbschematisch).

Das Hydraturminimum von 85 % scheint das

absolute Minimum für alle lebenden Organismen im aktiven Zustande zu sein. Es ist nicht wahrscheinlich, daß man einen Mikroorganismus finden wird, der bei noch niedrigerer relativer Dampfspannung zu keimen vermag. Ein solcher müßte zu den am weitesten verbreiteten Organismen gehören, da er leichter günstige Wachstumsbedingungen fände als alle anderen, es sei denn, daß es sich um einen Organismus handelt mit sehr speziellen Ansprüchen an das Nährsubstrat.

Vergleichen wir die Wachstumsverhältnisse der Mikroorganismen in verschiedenen Lösungen, so zeigt es sich, daß das Hydraturminimum bei Kulturen in Zuckerlösungen demjenigen auf festem Substrat entspricht[1]). Anders liegen aber die Verhältnisse, wenn es sich um Elektrolytlösungen handelt. Hier ist es möglich, durch allmähliche Angewöhnung noch Wachstum in konzentrierten Kochsalzlösungen und sogar konzentrierten LiCl-Lösungen zu beobachten, also bei Hydraturen weit unter 85%. Aber gerade der Umstand, daß dieses nur in Elektrolytlösungen möglich ist, scheint es wahrscheinlich zu machen, daß in solchen Fällen entweder Salzaufnahme in die Zellen des Organismus oder andere spezielle Salzwirkungen auf das Protoplasma eine Rolle spielen, so daß es sich nicht mehr um eine reine Hydraturfrage handelt.

Es sei noch bemerkt, daß bei abnehmender Hydratur nicht nur die Wachstumsintensität des Pilzmyzels verändert wird, sondern auch dessen Morphologie. Allen Arten gemeinsam ist der Nanismus der Kolonien bei Hydraturen nahe dem Minimum. Die Konidien oder Sporangienbildung wird stets etwas früher eingestellt als das Myzelwachstum. Sonst lassen sich aber keine bestimmten Xeromorphosen feststellen, vielmehr wird die Morphologie bei den einzelnen Arten in ganz verschiedener Weise beeinflußt.

Bei den *Phycomyceten* ist bei abnehmender Hydratur das Myzel weniger gestreckt und stärker verzweigt. Bei *Penicillum* und *Aspergillus* scheint im Gegensatz dazu die Verzweigung mit geringerer Hydratur eher abzunehmen. Ein Hefestamm begann bei niederer Hydratur ein richtiges Myzel zu bilden, auch die Hexenringbildung bei *Aspergillus* wird verändert (Walderdorff 1924, H. Walter 1924).

Während die Zellen des Pilzmyzels in bezug auf ihre Hydratur noch ganz vom Außenmedium abhängen, besitzen die Konidien und die Sporangienträger schon eine relative Unabhängigkeit. Sporangienträger von *Phycomyces nitens* können noch in ziemlich trockener Luft wachsen. Das wird ihnen nur ermöglicht, wenn durch genügende Wasserzufuhr vom Myzel aus die Hydratur trotz der Wasserabgabe an die Atmosphäre nicht wesentlich fällt. Eine geringe Abnahme der Hydratur dürfte jedoch immerhin stattfinden, wodurch sich die Hemmung der Wachstumsintensität mit zunehmender Trockenheit der Luft erklärt (H. Walter 1921).

Noch unabhängiger sind die Fruchtkörper der höheren Pilze. Sie besitzen eine ziemlich feste äußere Hyphenschicht, die die Transpiration stark herabsetzt (Ursprung und Blum 1925). Bei hohem Wassergehalt des Bodens und relativ feuchter Luft ist die Wasserzufuhr vom Myzel her so gut, daß die Hydratur der Fruchtkörper sehr hoch ist, wie es folgende Beispiele aus der Fichtenwaldstufe der Rocky Mountains, Colorado zeigen:

---

1) Über Sproßpilze, die in hohen Zuckerkonzentrationen wachstumsfähig sind, berichten K. Kroemer und G. Krumbholz, Untersuchungen über osmophile Sproßpilze I und II. (Arch. f. Mikrobiol. **2**, 352 und 411, 1931.)

Tabelle 1.

Pflanzenart	Osmotischer Wert
Russula spec.	5,0 Atm.
Boletus rufus	5,7 „
Polyporus spec. (auf *Picea Engelmannii*-Stumpf)	6,6 „ (diesjähriger Teil des Fruchtkörpers) 4,1 „ (vorjähriger Teil)

Diese niedrigen osmotischen Werte stimmen mit den niedrigen Saugkraftwerten, die Ursprung und Blum fanden, gut überein. Bestimmte Pilzarten vermögen eine Trockenzeit im latenten Zustande zu überdauern, so namentlich die *Lencites*-Arten, bei denen auch die Fruchtkörper im lufttrockenen Zustande am Leben bleiben.

2. Die Algen.

Über die Hydraturverhältnisse der Algen ist nicht viel bekannt. Alle submersen Süßwasseralgen dürften eine ziemlich konstante und hohe Hydratur des Plasmas besitzen. Z. B. betrug der grenzplasmolytische Wert bei einer *Spirogyra* 8,1 Atmosphären. Systematische Untersuchungen in dieser Richtung fehlen ganz.

Dasselbe gilt auch für die Luftalgen. Schmid führte eine Reihe von Wassergehaltsbestimmungen aus, die keine Rückschlüsse in bezug auf die Hydratur zulassen. Es ist wahrscheinlich, daß die Zellen nur bei hoher Hydratur sich im aktiven Zustande befinden, daß also das Hydraturminimum für die Lebenstätigkeit sehr hoch liegt. Im latenten Zustande können die Algen bis zum lufttrockenen Zustande Wasser abgeben (Fritsch). Einige Angaben über den Grenzplasmolysewert von Algen in KNO_3-Lösungen findet man bei Bottazzi:

Tabelle 2.

Spirogyra	8,7—10,5 Atm.
Mesocarpus	8,7—10,5 „
Rhizoglonium	17,5—21 „
Synedra	10,5 „

Mägdefrau hat *Oscillatoria princeps* über verschiedenen Kochsalzlösungen kultiviert. Er gibt als Grenzwert, bei dem kaum noch Wachstum zu beobachten war, 0,18 Mol = 7,6 Atmosphären an. Dieser Wert stimmt mit der Höchstkonzentration von Rohrzuckerlösungen überein, in denen Harder noch ein Wachstum von *Nostoc punctiforme* feststellen konnte (10% Rohrzucker = 8 Atmosphären).

Wildervanck hat mit Hilfe einer Mikropipette unveränderten Zellsaft aus *Nitella*-Zellen gewonnen und dessen Konzentration nach der Bargerschen Methode bestimmt. Im Laboratorium stehende Kulturen ergeben im Sommer einen ziemlich konstanten Wert von etwa 7 Atmosphären. Im Winter zeigt sich ein deutlicher Anstieg, so daß der osmotische Wert bis zu 17,5 Atmosphären erreichen kann. Dieser Anstieg ist nicht auf die Temperatur- oder Lichtverhältnisse zurückzuführen, vielmehr scheint es sich um eine autonome Periodizität zu handeln, die allerdings bei Dunkelkulturen unterdrückt wird. Es wäre nachzuprüfen, ob nicht dieser winterliche Anstieg mit der winterlichen Ruheperiode und dem Fehlen von Wachstum zusammenfällt.

3. Moose.

Auch bei den Moosen, ebenso wie bei den Algen, dürfte Wachstum nur bei sehr hohen Hydraturgraden stattfinden. Immerhin können hier bei Blättern in frischem Zustande relativ hohe grenzplasmolytische Werte vorhanden sein.

Für *Plagiochila asplenoides* gibt Bächer folgende osmotische Werte bei Grenzplasmolyse an:

Tabelle 3.

Luftfeuchtigkeit	100%	90%	80%	70–75%	65–70%
Osmotischer Wert in Atm.	27,8	30,2	32,3	34,5	37,7

Die Moospflanzen standen bei diesem Versuch natürlich nicht im Gleichgewicht mit der relativen Dampfspannung der Luft. Bei Kultur unter verschiedenen Temperaturbedingungen fand Bächer folgende grenzplasmolytische Werte:

Tabelle 4.

Temperatur	–3°	–2°	3°	10°	16°	22°	27°	30°	35°
Osmotischer Wert in Atm.	28,4	29,3	27,7	27,2	26,8	26,4	25,6	24,8	31,8

In Abhängigkeit von den Standortsverhältnissen zeigt *Plagiochila* sehr auffallende morphologische Unterschiede. Es wurden eine großblättrige hygromorphe und eine kleinblättrige xeromorphe Form miteinander verglichen.

Tabelle 5.

Plagiochila asplenoides (nach H. Walter).

	Osmotischer Wert	Sproßlänge	Sproßbreite mit Blättern	Blattlänge × -breite	Zellänge (Blattmitte)	Zellänge (Blattrand)
Hygromorphe Form	17,8	bis 9 cm	bis 9 mm	235×200 Skt.	24,5 Skt.	14 Skt.
Xeromorphe Form	25,5	bis 2 cm	bis 4 mm	130×110 Skt.	18,6 Skt.	11 Skt.

Der Blattrand ist bei der xeromorphen Form immer stärker gezähnt.

Wir sehen also hier, daß in Abhängigkeit von den Standortsverhältnissen der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse variiert und bei den xeromorphen Formen höher ist. Die Hydratur des Plasmas liegt also in diesem Falle tiefer, und wir dürfen annehmen, daß dadurch die abweichende Wuchsweise bedingt wird; doch ist eine genauere Untersuchung dieser Frage notwendig. Eine Abhängigkeit des osmotischen Wertes von den Gestalts- und Ernährungsverhältnissen der Zellen erwähnt auch Bender für die Moosprotonemen: einer Zunahme der Zellen in die Länge und Breite geht eine Abnahme des osmotischen Wertes parallel.

Sehr genau ist der Einfluß der äußeren Faktoren auf die Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia polymorpha* von Förster untersucht worden. Leider wurden dabei die osmotischen Werte nicht bestimmt, so daß sich seine Ergebnisse nicht für unsere Fragestellung auswerten lassen.

Bender hat die grenzplasmolytischen Werte bei Moosen mit KNO_3-Lösungen einer systematischen Untersuchung unterzogen. Es wurden dabei Vertreter fast aller Familien berücksichtigt.

Im allgemeinen weisen die osmotischen Werte der Moose im lebensaktiven Zustande nur sehr geringe Unterschiede auf. Meist liegen die Werte zwischen 9 und 14 Atmosphären. Durch relativ niedere Werte, 5—9 Atmosphären, zeichnen sich die thallösen Lebermoose aus, durch relativ sehr hohe, 14—31 Atmosphären, die Andreaeaceen. Die hohen Werte

Für diese Verteilung auf die verschiedenen Standorte sind nicht die Austrocknungsgrade maßgebend; denn während der langen Trockenperiode sind die Farne wohl an allen Standorten der gleichen Austrocknung ausgesetzt, sondern die Länge der Vegetationszeit, d. h. der aktiven Lebenstätigkeit nach einem Regen. Am West- und Südwesthang trocknen die Pflanzen rascher aus als am schattigen Nordhang. Während am letzteren die Pflanzen noch frisch sind, befinden sich die anderen bereits wieder im anabiotischen Zustande.

Da bisher die Frage, ob die poikilohydren Farne tatsächlich den vollkommen lufttrocknen Zustand erreichen können, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren, noch nicht exakt untersucht worden ist, so wurde ein entsprechender Versuch mit *Ceterach officinarum* in Heidelberg ausgeführt.

Austrocknungsversuch mit *Ceterach officinarum.*

Am 22. Juni 1929 erhielt Verfasser von Dr. Braun-Blanquet eine Sendung trockener *Ceterach officinarum*-Pflanzen aus Montpellier. Sie wurden zusammen mit etwas an den Wurzeln anhaftender Erde trocken im Zimmer aufbewahrt und von Zeit zu Zeit gewogen:

Gewicht am 23. VI. — 13,43 g
„ „ 26. VI. — 11,65 g
„ „ 1. VII. — 11,00 g

Am 1. Juli wurde die Hälfte der Pflanzen in Wasser gestellt. Die Blätter rollten sich auseinander und nahmen ein gesundes frisch grünes Aussehen an. Sie wurden im Botanischen Garten ausgepflanzt und waren nach einem Jahre gesund und stark gewachsen. Die andere Hälfte wurde, da vom 26. Juni bis 1. Juli noch ein geringer Gewichtsverlust eingetreten war, weiterhin trocken gehalten:

Gewicht am 8. VII. — 3,65 g
„ „ 9. VII. — unverändert
„ „ 12. VII. — 3,75 g.

Die Pflanzen hatten also mit Sicherheit den lufttrockenen Zustand erreicht und folgten den Schwankungen der Luftfeuchtigkeit im Raume. Nach Zufuhr von Wasser erholten sich auch diese Pflanzen vollkommen.

Es fragte sich, wie hoch die osmotischen Werte der poikilohydren Arten im wassergesättigten Zustande sind und wie sie sich beim Austrocknen verhalten.

Die entsprechenden Untersuchungen wurden in Arizona ausgeführt. Das Material stammte aus der unmittelbaren Umgebung des Desert-Laboratoriums oder aus der unteren Wüstenstufe des Santa Catalina-Gebirges. Für die Bestimmungen des osmotischen Wertes wurde die kryoskopische Methode benutzt (über die Methode vgl. Teil III, 1). Es fiel nicht schwer, selbst aus bereits in schwacher Einrollung begriffenen Pflanzen genügend Preßsaft zu gewinnen. Alle Werte stammen aus der Zeit der Winterregenperiode (Januar, Februar), die wohl die Hauptvegetationszeit dieser Arten ist, da sie nach einem Regen bei der relativ kühlen Witterung einige Tage und selbst Wochen sich im aktiven Zustande befinden können, junge Sprosse bilden und wachsen. Das Verhalten während der Sommerregenperiode (Juli, August) ist nicht bekannt. Die hohen Temperaturen dürften rascheres Austrocknen bedingen, aber auch bei gleichzeitig großer Feuchtigkeit ein besonders intensives Wachstum ermöglichen.

Der letzte stärkere Regen vor Beginn der Untersuchung war am 12. Jan. 1930 gefallen (8 mm); zwei kleine Schauer von 1 mm folgten am 16. und 19. Jan., bis dann am 27.—28. Jan. wieder 9 mm fielen. Folgende osmotische Werte wurden festgestellt:

Tabelle 6.

Pflanzenart	Osmot. Wert	Datum 1930	Standort
Notholaena Hookeri	14,6 Atm.	19. I.	Desert Laboratory, zwischen Felsblöcken,
„ „	15,4 „	30. I.	Tumamoc, 2 Tage nach Regen.
„ „	15,8 „	30. I.	Parallelprobe.
„ „	15,8 „	31. I.	Pima Canyon, Arroyorand[1]).
Notholaena sinuata var. *integerrima*	15,4 Atm.	30. I.	Tumamoc, ziemlich sonnig.
Notholaena Aschenborniana	13,4 Atm.	31. I.	Pima Canyon, Arroyorand, unter Steinen, junge Blätter.
„ „	16,1 „	31. I.	Daselbst, höher am NW-Hang, freier stehend.
„ „	14,2 „	6. II.	Sabina Canyon nahe an Eichengrenze, sehr häufig.
Pellaea mucronata[2])	14,1 Atm.	30. I.	Tumamoc, Nordhang, junge Blätter, gelbgrün.
„ „	14,6 „	30. I.	Daselbst, ältere Blätter mit Sporangien, blaugrün.
„ „	14,2 Atm.	31. I.	Pima Canyon, Arroyorand, Nordexposition unter Felsen.
Gymnopteris hispida	13,4 Atm.	6. II.	Sabina Canyon an unterer Eichengrenze, Nordexposition.
Cheilanthes Wrightii	16,0 Atm.	31. I.	Pima Canyon, Arroyorand, ganz schattig.
„ „	15,9 „	6. II.	Sabina Canyon.
Cheilanthes Fendleri	17,7 Atm.	31. I.	Pima Canyon, Arroyorand.
„ „	18,0 „	31. I.	Daselbst, nur höher am Nordhang.
„ „	18,3 „	6. II.	Sabina Canyon, Blätter beginnen gerade sich einzurollen.
Cheilanthes Lindheimeri ...	24,1 Atm.	2. II.	Empire Mts., ziemlich trocken in kleiner Rinne, unter Büschen.
Selaginella arizonica	15,6 Atm.	31. I.	Pima Canyon, Arroyorand, unbehaarte Form.
„ „	13,6 „	31. I.	Daselbst, auf Felsoberfläche, unbehaarte Form.
„ „	14,8 „	31. I.	Daselbst, an Felsen, stark behaarte Form.
„ „	16,7 „	6. II.	Sabina Canyon, Pflanze macht ziemlich trockenen Eindruck.

1) Unter Arroyo versteht man die vom Gebirge zu den großen Flußniederungen verlaufenden Erosionsrinnen, die nur nach starkem Regen Wasser führen. Sie werden häufig auch als Wash bezeichnet.

2) Harris und Lawrence fanden bei *Pellaea mucronata* einen osmotischen Wert von 15,4 Atmosphären.

Die Werte aller dieser Farne sind nicht hoch. Sie gehen auch direkt nach einem Regen nicht tiefer herunter. Im lebensaktiven Zustande sind diese Pflanzen also alle an hohe Hydraturgrade gebunden. Der Übergang zur Trockenstarre ist ein ziemlich plötzlicher. Das Einrollen der Blätter ist wohl rein mechanisch als die Folge eines verschiedenen Baues der Blattseiten aufzufassen. Eingerollte Pflanzen befinden sich im anabiotischen Zustande. Aus ihnen läßt sich kein Preßsaft gewinnen.

Fragen wir nach den Beziehungen zwischen Xeromorphie und osmotischem Wert, so läßt sich auf Grund der relativ wenigen Bestimmungen schwer etwas sagen[1]). *Cheilanthes Wrightii* macht im frischen Zustande einen sehr hygromorphen Eindruck, ist dünnblättrig und gänzlich unbehaart. Es zeigt gegenüber den anderen Arten, dem unterseits stark behaarten *Ch. Fendleri* und dem beiderseits mit einem dichten Haarfilz bedeckten *Ch. Lindheimeri*, relativ niedrige Werte. Sie liegen aber höher als bei den xeromorph gebauten Gattungen *Notholaena* und *Pellaea*. Von den *Notholaena*-Arten ist *N. sinuata* am stärksten der Sonne ausgesetzt, während *N. Aschenborniana* in den unteren Vorbergen selten ist und sehr geschützt steht. An der Grenze der Eichenwälder wird sie häufiger und steht dann auch etwas freier. Die osmotischen Werte zeigen bei diesen Arten und auch *N. Hookeri* keine nennenswerten Unterschiede. *Selaginella arizonica* kommt in zwei auffallend verschiedenen Formen vor. Bei der einen laufen die Blätter in ein langes Haar aus. Sie erscheint selbst in frischem Zustande meist grau, während die andere grün ist. Im allgemeinen wächst die letztere etwas geschützter, aber häufig kann man sie auch nebeneinander finden. Die osmotischen Werte zeigen keine deutlichen Unterschiede.

Einige Bestimmungen der Zellsaftkonzentration bei sehr ähnlichen *Selaginella*-Arten wurden in der Gebirgsregion Colorados ausgeführt:

Tabelle 7.

Pflanzenart	Osmot. Wert	Datum 1930	Standort
Selaginella rupestris	12,6 Atm.	31. VII.	Bottomless Pit, Pikes Peak, alpine Schuttflur, 3650 m
,, ,, ...	12,3 ,,	6. VIII.	Alpine Laboratory, trockener Fels, untere Waldstufe, 2500 m.
,, *Underwoodii* ..	8,3 ,,	13. VIII.	Alpine Laboratory, feuchte Bachschlucht, gleich nach Regen.

Die gefundenen Werte liegen niedriger als bei den Arten aus Arizona, jedoch ist der letzte Wert fraglich, da die Pflanzen noch naß waren und mit Fließpapier abgetrocknet werden mußten.

Zum Vergleich seien noch Werte von anderen Gefäßkryptogamen angeführt, die ein Austrocknen nicht vertragen. Sie wurden nicht systematisch untersucht, so daß es sich mehr um Stichproben handelt:

1) Die genaue anatomische Untersuchung dieser Farne soll einer späteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben.

Tabelle 8.

Pflanzenart	Osmot. Wert	Datum 1930	Standort
Adiantum capillus Veneris .	13,9 Atm.	15. XII.	Mittelarizona, in einer feuchten Grotte, vollkommen schattig.
Athyrium filix femina	10,2 ,,	28. VII.	Colorado, untere Waldstufe, im Schatten am Bachufer.
Cystopteris fragilis	10,1 ,,	28. VII.	Daselbst, sehr zarte Blätter mit Sori.
,, ,, ...	10,7 ,,	31. VII.	Colorado, Pikes Peak, alpine Stufe, Felsritzen in N.-Exposition, mit Sori.
Botrychium Coulteri	19,0[1]) ,,	3. IX.	Yellowstone Park, auf Geysirablagerungen.
Equisetum arvense	11,3 ,,	26. V.	Nebraska, Prärie, am Rande eines Tälchens mit Gebüsch.
,, ,, ...	13,0 ,,	23. VII.	Daselbst, nach extremer Trockenperiode.
Equisetum laevigatum	9,9 ,,	26. V.	Daselbst, etwas feuchter stehend.
,, ,, ...	11,7 ,,	23. VII.	Daselbst, nach extremer Trockenperiode.

Das Verhalten des osmotischen Wertes von wintergrünen Farnen während des extrem kalten Winters 1928/29 wurde in Heidelberg untersucht. Als Beispiel geben wir die Werte von *Polypodium vulgare* und *Blechnum spicant* wieder:

Tabelle 9.

Polypodium vulgare, Granitfelsen in Südexposition, lichter Eichenwald.

30. Dez.	13. Jan.	3. Febr.	13. Febr.	6. März	19. März	28. April	18. Mai
15,9	24,3	44,7!	kein Preßsaft	21,1 ausgeapert 25,3 leicht geschädigt	19,3 23,2	19,2	7,7 junge Blätter

Stark geschädigte Blätter besaßen am 6. März einen osmotischen Wert von 35.3 Atm.

Tabelle 10.

Blechnum spicant, leicht vermoorte Stelle mit Sphagnum im Walde auf Buntsandstein.

1. Jan.	9. Febr.	18. März
14,0	14,9 unter Schnee 24,1 aper	17,1 gerade ausgeapert ohne Schneeschutz alle Blätter abgestorben

Aus den angeführten Werten ergibt sich, daß die Pteridophyten keine sehr großen Unterschiede in bezug auf die Hydraturverhältnisse aufweisen. Bei den zarten hygromorphen Arten liegen die Werte niedriger als bei den xeromorphen poikilohydren Arten im aktiven Lebenszustande oder den xeromorphen immergrünen Arten. Bei letzteren kann der osmo-

1) Die Probe wurde 14 Tage nach dem Einsammeln bestimmt und zeigte leichte Bakterienentwicklung. Der Wert ist deshalb nicht ganz einwandfrei.

tische Wert bei langandauernder Winterkälte stark ansteigen. *Blechnum spicant* verträgt diesen Anstieg nur in geringem Maße und überwintert nur unter Schnee, wo er vor Wasserverlusten geschützt ist. *Polypodium vulgare* ist widerstandsfähiger, wurde aber an sonnenexponierten Standorten während des Winters 1928/29 bei Heidelberg stark geschädigt. Die Blattränder rollten sich ein und erholten sich nicht mehr. Beim Austreiben sinkt der osmotische Wert bei *Polypodium* sehr tief. Auch bei wachsenden und noch nicht entfalteten Blättern von *Pteridium aquilinum* wurde ein osmotischer Wert von nur 6,4 Atm. gefunden.

Die Werte von *Equisetum*-Arten, die zu den Sumpfpflanzen gehören, sind ebenfalls niedrig, selbst nach einer extremen Trockenperiode. Allerdings hatte es gerade 2 Tage vor der Probenentnahme im Juli geregnet. Wie Ursprung und Blum (1927) unter günstigen Wasserverhältnissen Saugkraftwerte bis zu 66 Atmosphären finden konnten, ist unverständlich.

Somit können wir unter den Farnen drei ökologische Typen unterscheiden:

1. Poikilohydre xeromorphe Farne, die sich ihrem Verhalten nach den Moosen anschließen. Die Xeromorphie steht hier, wie es scheint, nur teilweise in direkter Beziehung zu dem osmotischen Wert im aktiven Lebenszustande; es macht vielmehr den Eindruck, als ob die geringe Hydratur des Plasmas während des latenten Lebenszustandes und die Dauer dieser Trockenheit eine Nachwirkung auf die Wachstumsvorgänge ausüben, so daß eine xeromorphe Struktur zur Ausbildung kommt[1]).
2. Farne, die im aktiven Lebenszustande dieselben osmotischen Werte oder nur wenig niedrigere aufweisen, aber selbst ein geringes Austrocknen nicht vertragen und deshalb stets an gleichmäßig feuchte Standorte gebunden sind. Sie verhalten sich wie Schatten- und Sumpfpflanzen unter den Blütenpflanzen.
3. Immergrüne Farne, die sich ganz wie immergrüne Blütenpflanzen mit in Europa atlantischer Verbreitung verhalten.

Typen, die den „Xerophyten" unter den Blütenpflanzen entsprechen, scheinen unter den Pteridophyten ganz zu fehlen. Sie haben sich erst bei den phylogenetisch jüngeren Pflanzenstämmen entwickelt.

5. Die poikilohydren Blütenpflanzen.

Die Fähigkeit, völliges Austrocknen zu vertragen, ist bei den Blütenpflanzen, mit Ausnahme weniger Fälle, nicht vorhanden. Vor kurzem war darüber überhaupt nichts bekannt und erst neuerdings hat Černiavski (nach Maximow 1929 a) auf die Gesneracee *Ramondia Nathaliae* als zu diesem Typus gehörend hingewiesen. Thoday erwähnt, daß *Myrothamnus flabellifolia*, die in Rhodesia in Spalten von Granitfelsen lebt, lufttrocken werden kann, wobei ihr Wassergehalt auf 7% sinkt. Die Blätter rollen sich dabei zusammen, leben aber nach Regen wieder auf. Vasiliev nennt auch *Carex physodes* aus Turkestan als eine Pflanze, deren Blätter die Trockenheit im anabiotischen Zustande überdauern.

1) Die xeromorphe Struktur ist durchaus nicht sehr stark ausgeprägt. Die Blätter erwecken mehr äußerlich einen xeromorphen Eindruck.

Es ist durchaus möglich, daß man in den Trockengebieten noch zahlreichere ähnliche Pflanzenarten finden wird; jedoch ist darauf zu achten, daß nur solche Arten zu dieser Gruppe gezählt werden, deren vegetative Organe tatsächlich den lufttrockenen Zustand erreichen können, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen. Dagegen sind die in Trockengebieten sehr verbreiteten Pflanzentypen, die scheinbar ganz austrocknen, bei denen aber nach Regen doch nur einzelne Knospen austreiben, nicht hierher zu rechnen. Denn in allen diesen Fällen werden die zwischen den toten Blättern versteckten Knospen oder die vor Wasserverlusten geschützten Stengelorgane nicht völlig austrocknen, sondern einen gegenüber der Außenwelt höheren Hydraturgrad beibehalten, während alle anderen wirklich austrocknenden Teile absterben. Wir werden deshalb stets nachprüfen müssen, ob tatsächlich die später sich wieder erholenden Pflanzenteile während der Trockenzeit das Lufttrockengewicht erreicht hatten.

Austrocknungsversuche mit *Ramondia* und *Haberlea*.

Zu den Versuchen wurden die bereits genannte *Ramondia Nathaliae* und die nahe verwandten Gesneraceen *Ramondia pyrenaica* und *Haberlea Ferdinandi Coburgi* genommen. Die ganzen Pflanzen mit an den Wurzeln anhaftender Erde blieben im Dezember und Januar in einem geheizten Zimmer im diffusen Licht trocken liegen. Die Blätter rollten sich zusammen, wurden braun und machten einen ganz trockenen und toten Eindruck. Nachdem durch mehrmaliges Wiegen festgestellt worden war, daß keine Gewichtsverluste mehr eintraten, die gesamten Pflanzen also das Trockengewicht erreicht hatten, wurden sie mit den Wurzeln in Wasser gestellt. Die vorher zusammengerollten Blätter erholten sich bis auf die älteren Blätter und die Blattränder wieder ganz, wurden grün und die Pflanzen wuchsen, in Töpfe eingepflanzt, gut weiter. Nur *Ramondia pyrenaica* starb infolge von unachtsamer Pflege nach einigen Wochen im Gewächshaus plötzlich ab.

Der Versuch wurde mit denselben Pflanzenarten nochmals wiederholt. Diesmal wurden eingetopfte, im Gewächshaus stehende Pflanzen verwendet. Vom 20. März 1931 an wurden diese Pflanzen nicht mehr gegossen und blieben auch weiterhin in der Sonne stehen. Am 20. April 1931 hatten die Töpfe mit der Erde und den Pflanzen schon das Lufttrockengewicht erreicht. Sie kamen darauf in das geheizte Laboratorium mit bedeutend trockenerer Luft. Bis zum 26. April 1931 verloren dabei zwei Blumentöpfe noch 0,5 g und einer 2,0 g Wasser. Bis zum 3. Mai 1931 trat kein weiterer Gewichtsverlust ein. Man konnte also mit Sicherheit annehmen, daß alle Pflanzenteile lufttrocken waren, da die locker eingerollten Blätter und die offenen Knospen nicht irgendwie vor Wasserverlusten besonders geschützt sind. Die Pflanzen wurden dann begossen. Nach kurzer Zeit rollten sich die Rosetten auseinander. Die äußeren Blätter erholten sich nicht, doch wurden bei allen drei Arten die inneren 4—5 Rosettenblätter und die Knospen wieder frisch grün. Sie wuchsen auch nach 2 Monaten noch gut weiter.

Somit steht fest, daß es auch unter den Blütenpflanzen poikilohydre Pflanzen gibt. Gleichzeitig sieht man, daß bei ihnen die jungen Blätter widerstandsfähiger gegen völliges Austrocknen sind als die alten Blätter. Die anatomischen Befunde bei dieser interessanten ökologischen Gruppe werden an anderer Stelle veröffentlicht werden. Ausgesprochen xeromorphe Merkmale fehlen den Blättern dieser Arten fast ganz. *Haberlea* z. B. zeichnet sich durch das Vorhandensein von großen Interzellularen und ein ganz lockeres Schwammparenchym aus.

III. Teil.

Die Hydraturverhältnisse der höheren (homoiohydren) Pflanzen.

1. Die Bestimmung des osmotischen Wertes.

Bei homoiohydren Pflanzen, zu denen die Blütenpflanzen gehören, sagen die Bestimmungen des Hydraturzustandes in der Außenwelt (Luft, Boden) nichts über den Hydraturzustand des Plasmas in der Pflanze aus. Die einzige Möglichkeit, sich eine Vorstellung von letzterem zu machen, wird durch die Bestimmung des osmotischen Wertes im normalen Zustande gegeben.

Wir besitzen zu diesem Zwecke zwei Methoden: 1. die plasmolytische und 2. die kryoskopische.

Die plasmolytische Methode hat den Nachteil, daß sie uns erstens Werte bei Grenzplasmolyse, zweitens Werte nur für einzelne Zellen angibt und drittens, daß sie nur bei günstigen Objekten ein einigermaßen zuverlässiges Arbeiten gestattet, bei ungünstigen dagegen ganz versagt. Der Fehler, wenn man grenzplasmolytische Werte mit normalen gleichsetzt, ist in allen Fällen, bei denen es sich um Zellen mit nur wenig gedehnten Membranen handelt, nicht sehr groß. In einzelnen Fällen wird es möglich sein, durch Volummessungen der Zellen im normalen Zustande und bei Grenzplasmolyse den osmotischen Wert im normalen Zustande aus dem grenzplasmolytischen Wert zu berechnen; aber die Zahl dieser günstigen Fälle ist nur sehr gering. Was den zweiten Nachteil anbelangt, so ist es ziemlich gefährlich, aus Änderungen des osmotischen Wertes bei einzelnen Zellen, z. B. der Epidermis, Rückschlüsse in bezug auf die Hydratur der Gesamtpflanze zu ziehen. Im allgemeinen darf man wohl annehmen, daß die Richtung der Veränderungen in einzelnen Zellen und in der ganzen Pflanze dieselbe ist, aber die Größe der Veränderung kann ganz verschieden sein. Der größte Nachteil der plasmolytischen Methode bei ökologischen Untersuchungen liegt jedoch darin, daß sie nur bei einer begrenzten Zahl von Objekten anwendbar ist, und daß selbst bei diesen es nicht immer dieselben Gewebe sind, die sich zur Feststellung der Grenzplasmolyse am besten eignen. Bei den meisten Pflanzenarten ist es die Epidermis, bei anderen aber die Palisaden- oder Schwammparenchymschicht. Verschiedene Gewebe lassen sich aber nicht direkt vergleichen.

Diese Nachteile der plasmolytischen Methode bedingen es, daß sie zwar in bestimmten Einzelfällen gute Dienste zu leisten vermag, aber nicht eine Methode ist, die uns die Untersuchung der Wasserökologie der Pflanzen auf breitester Grundlage erlaubt. Wir sehen dabei ganz von den zahlreichen Fehlerquellen der plasmolytischen Messungen selbst ab, die durch Permeabilität der Protoplasten, die Adhäsion der Protoplasten an der Wand, feste Konsistenz des Protoplasmas (die eine Formänderung erschwert) oder durch relative Undurchlässigkeit der Wände für konzentrierte Zucker-

lösungen entstehen können. Zwar kann bei kritischem Arbeiten, wie die Untersuchungen von Henrici beweisen, auch die plasmolytische Methode gute Resultate ergeben, aber es ist doch sehr bezeichnend, daß selbst Blagowestschenski, der in neuester Zeit wohl die zahlreichsten plasmolytischen Messungen ausgeführt hat, zum Schluß zum Resultat kommt, „daß die Bestimmung des osmotischen Wertes der Pflanzenzellen mittels Plasmolyse keinerlei genaue Größen zu liefern imstande ist".

Aus diesen Gründen wurde die plasmolytische Methode fallen gelassen und die kryoskopische angewandt. Dieser Methode begegnete man bis vor kurzem bei uns mit gewissem Vorurteil, während sie in Amerika schon seit langem gebräuchlich ist. Wir wollen uns deshalb im einzelnen mit den möglichen Fehlerquellen dieser Methode auseinandersetzen und besprechen gesondert:

1. Die Probenentnahme, 2. die Preßsaftgewinnung und 3. die Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung.

Wir wollen dabei die Probenentnahme erst im nächsten Abschnitt behandeln und wenden uns zunächst der Preßsaftgewinnung zu, bei der die größte Möglichkeit von Fehlerquellen vorliegt.

a) Die Preßsaftgewinnung.

Die kryoskopische Methode beruht auf der Annahme, daß der aus bestimmten Pflanzenteilen gewonnene Preßsaft tatsächlich dieselbe Konzentration besitzt, wie der Durchschnittswert des Zellsaftes aller lebenden Zellen dieser Teile im normalen Zustande. Ist diese Annahme berechtigt?

Wir wissen heute, daß aus denselben Proben Preßsaft von ganz verschiedener Konzentration gewonnen werden kann, je nach der Art der Vorbehandlung und der Art des Auspressens der Proben. Wir müssen also untersuchen, welche Methode die richtigsten Werte ergibt.

Während man früher ganz allgemein der Ansicht war, daß es genügt, frische Pflanzenteile unter genügendem Druck auszupressen, um die richtige Preßsaftkonzentration zu erhalten, weiß man jetzt, daß die Vorbedingung für einwandfreie Ergebnisse ein sicheres Abtöten der Gewebe ist.

Dixon und Atkins (1913) haben als erste darauf hingewiesen, daß der Preßsaft aus lebendem Gewebe viel niedrigere Werte aufweist als der Preßsaft aus abgetötetem Gewebe. Wiederholtes Auspressen von lebendem Gewebe gibt jedesmal immer höhere Werte — ein Zeichen, daß eine konzentriertere Lösung in den Zellen verbleibt. Tötet man dagegen die Gewebe vor dem Pressen ab, so ist es erstens sehr viel leichter, größere Mengen von Preßsaft zu gewinnen, und zweitens bleibt die Konzentration desselben bei wiederholtem Auspressen konstant, wobei sie fast immer bedeutend höher liegt, als beim Preßsaft aus lebendem Gewebe:

Tabelle 11.

Osmotische Werte von *Hedera helix* (Blätter) in Atm. (drei verschiedene Versuche nach Dixon und Atkins).

	1. Pressung	2. Pressung	3. Pressung
I. Lebend gepreßt	12,0	13,4	19,0
II. Durch Toluol abgetötet	22,4	22,5	22,3
III. Mit flüssiger Luft abgetötet	15,1	15,2	

(Eine Parallelprobe zu II lebend gepreßt, ergab 10,5 Atmosphären.)

Dieses Verhalten konnte von Gortner, Lawrence und Harris (1916) bestätigt werden. Sie preßten das lebende Gewebe unter konstantem Druck von 80—100 Atm. wiederholt aus; dann wurde der zurück-

bleibende Rest durch Gefrieren abgetötet und nochmals ausgepreßt und außerdem eine Parallelprobe gleich durch Gefrieren getötet und gepreßt. Von allen Fraktionen wurde die Konzentration bestimmt. Wir führen als Beispiel nur einen Versuch an:

Tabelle 12.

Syringa vulgaris (Blätter von blühenden Pflanzen).

	Lebend gepreßt, Rest (R) gefroren								Parallelprobe gleich abgetötet
Auspressung	1te	2te	3te	4te	5te	6te	7te	R	
Osmotischer Wert	4,2	5,8	9,6	11,2	13,8	17,6	19,2	20,2	14,4

Nicht immer ergab sich ein so regelmäßiger Anstieg der einzelnen Preßproben. Zuweilen blieb der Wert konstant oder fiel sogar etwas ab; dann war aber der R-Wert um so höher, so daß alle Proben zusammen wohl dieselbe Konzentration wie die Parallelprobe ergeben hätten.

Dieselbe Frage ist dann nochmals vom Verf. untersucht worden (H. Walter 1928), wobei die lebende Probe wie auch die durch Hitze abgetötete Parallelprobe unter steigendem Druck ausgepreßt wurde, und

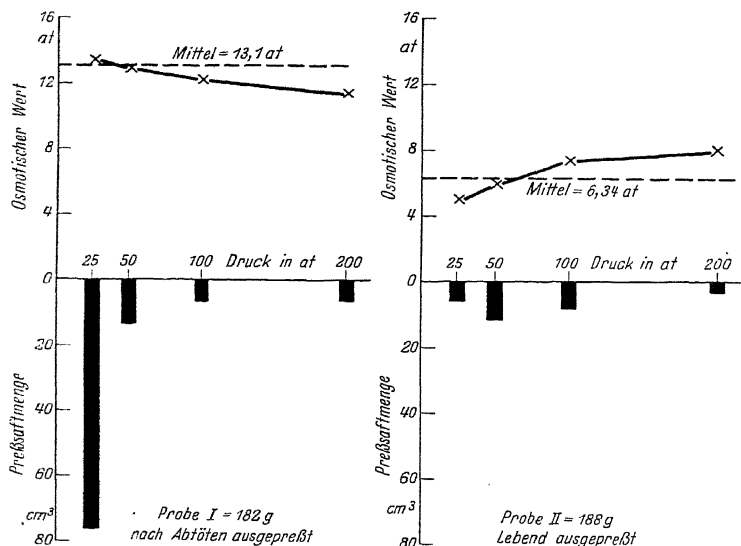



Abb. 5. Preßsaftkonzentration und Preßsaftmenge bei zwei Parallelproben von *Helianthus annuus*-Blättern nach verschiedener Vorbehandlung. Der Druck beim Auspressen wurde nacheinander auf 25, 50, 100 und 200 Atm. erhöht und die Preßsaftfraktionen getrennt aufgefangen und untersucht. Die Mittelwerte der Preßsaftkonzentration würden sich beim Zusammengießen aller Fraktionen ergeben.

zwar bei 25, 50, 100 und 200 Atm. Es wurden dabei für jede Preßsaftfraktion das Volumen des gewonnenen Saftes und dessen Konzentration bestimmt. Abb. 5 gibt die Verhältnisse für *Helianthus annuus*-Blätter in graphischer Form wieder.

Auffallend ist bei diesem Versuch die $3\frac{1}{2}$mal größere Preßsaftmenge, die sich aus den gleichen Parallelproben nach dem Abtöten gewinnen läßt, wobei schon bei 25 Atm. fast der gesamte Saft abgepreßt wird, während aus den lebenden Blättern selbst bei hohen Drucken nur wenig Preßsaft gewonnen wird.

Diese allgemein verbreitete Erscheinung wird von einzelnen Autoren dahin gedeutet, daß das Wasser in den lebenden Zellen nicht als freies Wasser vorhanden ist, sondern als „gebundenes" („bound water" der Amerikaner). Uns scheinen für diese Ansicht keine genügenden Beweise vorzuliegen. Es ist auch kolloid-chemisch nicht verständlich, wie so große Wassermengen „gebunden" werden könnten bei dem relativ geringen Volumen, das auf das Protoplasma in der ausgewachsenen Zelle entfällt. Vielmehr ist es wohl eine Frage des Filtrationswiderstandes. Unter dem hohen Druck in der Presse dürften alle Zellen des Gewebes eng aneinander stoßen und die Interzellularen vollkommen zusammengepreßt sein. Der Zellsaft müßte deshalb von Zelle zu Zelle fließen, bis er das Preßtuch erreicht hat und austreten kann. Dabei muß jedesmal beim Übertritt aus einer Zelle in die andere nicht nur der Filtrationswiderstand der Membranen, sondern auch der lebenden Plasmahäute überwunden werden. Das Auspressen erfolgt außerdem noch gegen die osmotischen Kräfte der lebenden Zelle. Nach dem Abtöten werden letztere ganz aufgehoben, der Filtrationswiderstand des Plasmas sinkt auf nahezu Null, und ein großer Teil des Zellsaftes tritt noch vor dem Pressen in die Interzellularräume aus und wird aus diesen bereits bei ganz geringem Druck ausgepreßt und fließt ab.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten der Konzentrationskurven der Preßsaftfraktionen aus lebendem und abgetötetem Gewebe. Theoretisch dürfte aus lebenden Zellen nur reines Wasser ausgepreßt werden. Da aber stets einzelne Zellen platzen oder durch den Druck abgetötet werden, so wird verdünnter Zellsaft ausgepreßt. In den zurückbleibenden lebenden Zellen wird der Zellsaft konzentrierter. Wenn diese Zellen bei wiederholtem Pressen auch platzen, so muß der Zellsaft mit zunehmendem Druck immer konzentrierter werden, was aus der Kurve klar hervorgeht. Unerwartet war dagegen der Abfall der Konzentration mit steigendem Druck bei abgetöteten Blättern. Dieser Abfall ist von Dixon, wohl infolge der geringen angewandten Drucke, nicht beobachtet worden.

Wir können uns die Verhältnisse folgendermaßen erklären: Bei den ersten geringen Drucken wird schon praktisch aller Zellsaft ausgepreßt, die geringen Preßsaftmengen bei hohen Drucken enthalten dagegen wenigstens zum Teil das aus den Membranen ausgepreßte Quellungswasser, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die von den Membranen absorbierte Lösung weniger konzentriert ist als der unveränderte Zellsaft.

Es fragt sich nun, ob nicht die nach dem Abtöten gewonnenen Preßsaftkonzentrationen doch höher sind als die mittlere Zellsaftkonzentration der lebenden Zellen. Dixon und Atkins haben diese Frage auf sehr sinnreiche Weise untersucht. Bei *Chamaerops humilis* z. B. erhielten sie für den Preßsaft aus lebenden Blättern einen osmotischen Wert von 7,2 Atm., während aus abgetöteten der Wert 18,2 Atm. betrug. Trotzdem zeigten frische Blattschnitte, die in Preßsaft aus abgetöteten Blättern übertragen wurden, keine Plasmolyse, ein Zeichen, daß der gewonnene Preßsaft nicht hypertonisch war.

Andererseits ist von Ursprung und Blum (1930) der Einwand gemacht worden, daß die kryoskopischen Werte zu niedrig sind, und daß nicht alle in den Zellen enthaltenen Stoffe, selbst nach Abtöten der Gewebe, bei hohen Drucken ausgepreßt werden, daß vielmehr in einzelnen Fällen, vielleicht der größte Teil im Preßrückstand zurückbleibt. Sie weisen nämlich darauf hin, daß Saugkraftmessungen in einzelnen Fällen

höhere Werte ergeben können als die kryoskopische Bestimmung der Zellsaftkonzentration, was unmöglich ist[1]).

Pisek und Cartellieri haben diesen Einwand einer Prüfung unterzogen. Bei drei Pflanzenarten, bei denen Saugkraftmessungen besonders hohe Werte, resp. die kryoskopische Methode zu niedrige Werte ergaben, wurde der Preßrückstand fein zerrieben und 18—20 Stunden mit destilliertem Wasser unter Umschütteln ausgelaugt. Dann wurde das Wasser vom Preßrückstand getrennt und bis zum Gewicht, das der Differenz zwischen dem Gewicht des Preßrückstandes nach dem Auspressen und dessen Trockengewichte entsprach, eingedickt. In folgender Tabelle bedeutet *a* die Gefrierpunktserniedrigung des Preßsaftes, *b* diejenige der ausgelaugten und eingedickten Lösung:

Tabelle 13.

	a	b	Differenz
Aster amellus	— 1,44°	— 1,60°	+ 0,16°
Stachys recta	— 1,40°	— 1,25°	— 0,15°
Convolvulus arvensis	— 1,15°	— 1,14°	— 0,01°
			Mittel = ± 0,00°

Die im Preßrückstand zurückgehaltene Flüssigkeit besitzt somit dieselbe Konzentration wie der Preßsaft. Dazu kommt, daß nur ein sehr geringer Teil des Preßsaftes im Preßkuchen verbleibt, so daß selbst eine höhere Konzentration des Restsaftes ohne Einfluß auf die Konzentration des gesamten Preßsaftes sein würde. Es lassen sich also keine Anhaltspunkte für die Richtigkeit der Einwände von Ursprung und Blum finden. Offensichtlich sind die bestimmten Saugkraftwerte zu hoch und nicht die kryoskopischen Werte zu niedrig[2]).

Wenn es somit feststeht, daß der Preßsaft aus abgetöteten Pflanzenteilen eher der Zellsaftkonzentration in der Zellvakuole entspricht als der aus lebenden Pflanzenteilen, so fragt es sich doch, welche Abtötungsart die geringsten Veränderungen im Zellsaft hervorruft und uns die exaktesten osmotischen Werte des Preßsaftes liefert.

Geprüft und von verschiedenen Autoren angewandt sind bisher folgende Verfahren:

1. Zerkleinern der Pflanzenteile mit einer Fleischmaschine zu einem feinen Brei;
2. Abtöten durch giftige Dämpfe (Chloroform, Äther, Toluol).
3. Rasches Trocknen nach vorherigem Abwiegen, Pulvern und Anrühren des Pulvers mit der beim Trocknen verlorenen Wassermenge;
4. Abtöten durch Gefrieren mit Eis-Salzgemischen, fester Kohlensäure und flüssiger Luft;
5. Abtöten durch Erhitzen in einem geschlossenen Gefäß auf 100° C.

Es hat sich herausgestellt, daß alle diese Verfahren bei kritischem und sorgfältigem Arbeiten imstande sind, brauchbare Resultate zu ergeben.

1) Man könnte den Einwand machen, daß beim Abtöten der Gewebe das Plasma koaguliert und dabei Wasser abgibt, wodurch der Preßsaft verdünnt würde. Aber wenn man sich überlegt, ein wie geringer Teil des Gesamtvolumens bei ausgewachsenen Pflanzenteilen auf das Plasma entfällt, dann sieht man, daß dadurch kein großer Fehler entstehen kann. Eher könnte man schon diesen Einwand bei embryonalen Geweben aufrecht erhalten.

2) Pisek und Cartellieri sind der Ansicht, daß alle nach der vereinfachten Methode gemessenen Saugkraftwerte um einen gewissen Betrag zu hoch sind; denn es gelingt selbst beim Untertauchen von Blättern unter Wasser und vollständiger Wassersättigung nicht, die Saugkraft auf Null zu senken.

Immerhin muß man sich der Fehlerquellen stets bewußt sein, die einem jeden Verfahren anhaften können.

1. Das Abtöten der Pflanzenteile durch mechanische Zerkleinerung sollte nur angewandt werden, wenn man viel Untersuchungsmaterial zur Verfügung hat. Es besteht eine gewisse Gefahr, daß beim Zerkleinern Wasserverluste durch Verdunstung eintreten, wodurch die osmotischen Werte eine Erhöhung erfahren. Die wichtigste Fehlerquelle ist aber die Enzymwirkung beim Zerkleinern und bis zur Bestimmung der Preßsaftkonzentration. Da die Enzyme stets eine abbauende und hydrolytische Wirkung ausüben, so wird dadurch ebenfalls eine gewisse Erhöhung des osmotischen Wertes bedingt. Zu vermeiden sind diese Fehlerquellen nur durch rasches Arbeiten und Aufbewahren des Materials bei möglichst tiefer Temperatur.

Diese Methode wurde von Gail angewandt. Er fand, daß ein nachträgliches Gefrieren des Pflanzenbreis keine weitere Veränderung hervorrief — ein Zeichen, daß die Zellen schon durch das Zerkleinern abgetötet waren. Ein Vergleich der Werte von zerriebenem Gewebe und durch Erhitzen abgetötetem geben Tumanow und Borodin:

Tabelle 14.
Osmotische Werte von Winterweizen.

Sorte	Zerrieben	bei 100° C getötet
Lutescens 05	1,547° = 18,6 Atm.	1,513° = 18,2 Atm.
Zemka	1,159° = 13,9 Atm.	1,108° = 13,3 Atm.

Die Werte stimmen im allgemeinen gut überein, liegen aber infolge der erwähnten Fehlerquellen bei dem zerriebenen Material etwas höher.

2. Auch das Abtöten durch giftige Dämpfe (meistens Chloroform) hat seine Nachteile. Während der Einwirkung, die mindestens 24 bis 36 Stunden dauern muß, kann die Enzymtätigkeit ungehindert weitergehen und die Zellsaftkonzentration ansteigen. So sind z. B. die oben angeführten Werte für *Hedera helix*-Blätter, die Dixon mit Toluoldämpfen abtötete (s. Tab. 11), sicher zu hoch. Eine kurze Einwirkungsdauer von Chloroformdämpfen während 30 Minuten genügt aber nicht. Goldsmith und Smith, die bei ihren Untersuchungen Chloroform benutzten, hielten die Proben während der Einwirkungsdauer in einem Kältebad. Die von ihnen erhaltenen Werte stimmen mit unseren im selben Gebiet (Pikes Peak, Colorado) gewonnenen gut überein, obgleich von uns Abtöten durch Hitzewirkung benutzt wurde. Auch folgender von Dixon angeführter Wert nach Chloroformbehandlung dürfte richtig sein:

Hedera helix { lebend gepreßt .... — 9,3 Atm.
24 Std. in Chloroformdämpfen.. — 15,4 Atm.

Bei dieser Methode muß berücksichtigt werden, daß Chloroform in Wasser löslich ist (7,10 g im Liter bei 20° C). Da das Chloroform in den Preßsaft übergeht und in gelöster Form eine bestimmte Gefrierpunktserniedrigung bedingt, so muß eine entsprechende Korrektur vorgenommen werden. Gesättigte Chloroformlösung besitzt eine Gefrierpunktserniedrigung gleich 0,102° C, dieser Betrag ist von der gefundenen Gefrierpunktserniedrigung des Preßsaftes abzuziehen.

3. Die Methode des Trocknens der Blätter ist eine sehr rohe Methode; trotzdem scheint sie unter Umständen überraschend gute Resultate zu

5. Dieser Versuchsfehler wird vermieden beim Abtöten mit höheren Temperaturen, weil damit zugleich auch die Enzyme unwirksam werden. Überhaupt hat diese Methode so viele Vorzüge vor allen anderen, daß sie von allen am meisten empfohlen werden kann und vom Verfasser auch ausschließlich benutzt worden ist. Schon Dixon und Atkins geben folgende Bestimmung an:

Hedera helix	Lebend gepreßt............	8,0 Atm.
	30 Minuten auf 97° erhitzt .	14,7 ,,

Sie erhielten also nach Erhitzen einen durchaus richtigen Wert, da sie aber bei so hohen Temperaturen chemische Veränderungen befürchteten und ein Erhitzen von 10 Minuten Dauer zum Abtöten nicht genügte, so führten sie keine weiteren Versuche aus. Erst 1928 unternahm Verfasser eine erneute Prüfung dieser Methode.

Wenn wir voraussetzen, daß der osmotische Wert des Zellsaftes hauptsächlich durch die Anwesenheit von Zuckern, organischen Säuren und anderen hitzebeständigen Verbindungen bedingt wird, so ist nicht einzusehen, weshalb ein halbstündiges Erhitzen auf 100° C schon tiefgreifende chemische Veränderungen hervorrufen sollte, um so mehr als durch rasches Erhitzen die enzymatischen Vorgänge bald zum Stillstand gelangen[1]). Immerhin war ein Vergleich mit den Resultaten anderer Methoden notwendig. Als einwandfreieste Methode wurde die Abtötung mit flüssigem Stickstoff gewählt, denn bei —197,5° C kann man sicher sein, daß keine chemischen Veränderungen eintreten.

Das Ergebnis der vergleichenden Bestimmungen von Parallelproben ist auf Abb. 6 graphisch wiedergegeben. Wir sehen, daß die beim Abtöten durch Hitze gewonnenen Werte mit Ausnahme von *Prunus laurocerasus*, gut mit denen beim Abtöten mit flüssigem Stickstoff erhaltenen übereinstimmen. Die Differenzen liegen innerhalb der Versuchsfehler bei der Probenentnahme. *Prunus laurocerasus* ergab nach Erhitzen Werte, die etwa 12,5% zu hoch lagen. Hier war aber die beim Erhitzen eintretende Glykosidspaltung schon deutlich durch den starken Geruch von Blausäure wahrnehmbar.

Abgesehen also von den Fällen, wo Pflanzenteile große Mengen von leicht hydrolytisch spaltbaren Glykosiden (Blausäureglykoside) enthalten, ergibt das Abtöten durch Erhitzen durchaus einwandfreie Resultate. Diese Methode bedeutet zugleich für ökologische Untersuchungen im Felde, namentlich wenn kein Laboratorium in der Nähe ist, in verschiedener Hinsicht eine außerordentliche Vereinfachung der Arbeit.

Im einzelnen ist die Ausführung folgende: Die Proben werden in gut mit Korkstopfen verschließbare Glasgefäße eingesammelt, die genau in Aluminiumdosen mit aufschraubbarem Deckel von 9½ cm Höhe und 4½ cm Durchmesser hereinpassen, so daß nach Verschließen der Dosen der Korkstopfen fest angedrückt wird. Nach dem Einsammeln der Proben kommen die verschlossenen Gefäße möglichst bald in ein kochendes Wasserbad, wobei die aufrecht stehenden Aluminiumdosen zu etwa zwei Drittel in das Wasser eintauchen. Sie verbleiben im Wasserbad 20—30 Minuten. Nach dieser Behandlung sind die Pflanzengewebe nicht nur abgetötet, sondern es ist auch die Enzymtätigkeit aufgehoben und die Proben zugleich partiell sterilisiert, so daß beim Aufbewahren keine weiteren Veränderungen ein-

1) Bei der vom Verfasser angewandten Methode vollzieht sich der Temperaturanstieg in der kritischen Zone zwischen 40° und 80° C im ungünstigsten Falle, bei fester Packung der Proben in den Glasgefäßen in etwa 5—10 Minuten.

treten (nähere Angaben über die Methode findet man bei H. Walter, 1931). Es sind wiederholt Parallelproben sofort und erst nach Tagen oder Wochen

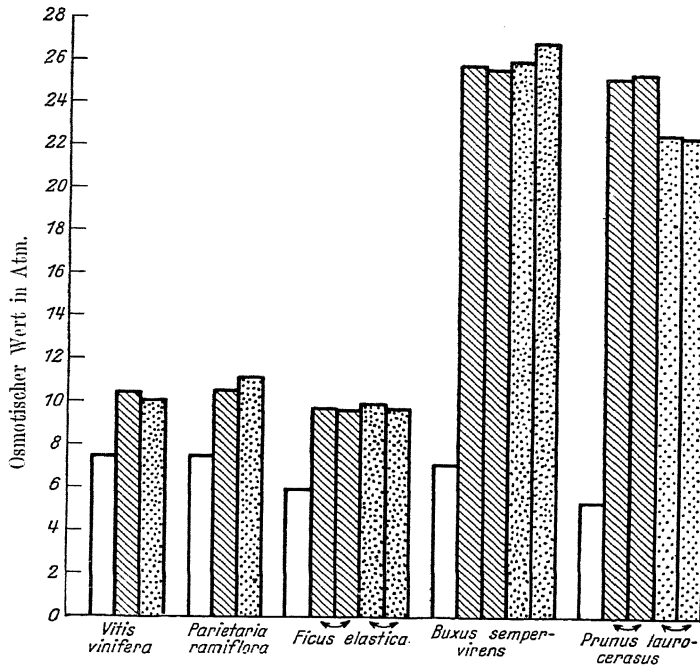



Abb. 6. Vergleich der Preßsaftkonzentration bei Parallelproben nach verschiedener Vorbehandlung: [weißes Feld] = lebend gepreßt, [schraffiertes Feld] = durch Erhitzen auf 100° C abgetötet, [punktiertes Feld] = durch Eintauchen in flüssigen Stickstoff (— 197,5° C) abgetötet. Die Pfeile geben an, daß für die Parallelproben die Hälften derselben Blätter verwendet wurden.

untersucht worden. Die Differenzen lagen stets innerhalb der möglichen Versuchsfehler. Als Beispiel diene:

Phragmites communis (osmotischer Wert in Atmosphären).

Proben gleich untersucht .... — 14,3; 14,7; 14,4
Probe, 3 Tage gestanden bei heißer Witterung .... — 14,6.

Fagus silvatica (Blätter) nach R. Thren.

Proben gleich untersucht .... — 15,0; 15,1
„ bei warmer Witterung 29 Tage gestanden . — 15,6; 15,2; 15,0
„ „ „ „ 38 „ „ . — 15,0; 15,4; 15,2.

Diese Tatsache gibt uns die Möglichkeit, die Probenentnahme und die Bestimmung des osmotischen Wertes zeitlich und örtlich zu trennen und Fernuntersuchungen auszuführen. So wurden z. B. Probenentnahmen im Mittelmeergebiet ausgeführt und die Dosen mit den Proben nach Sterilisation nach Heidelberg mit der Post übersandt, wo das Auspressen und die kryoskopische Bestimmung vorgenommen wurde. Ebenso erhielt Verfasser während seines Aufenthaltes in Nebraska und Colorado (U.S.A.) Proben aus Arizona zugeschickt, wodurch es gelang, eine vollständige Jahreskurve des osmotischen Wertes für *Covillea glutinosa* zu erhalten.

Ölpumpenpresse und einem Druck von 8000 lbs auf den Quadratzoll, also etwa 500 Atm.

Hat man keine hydraulischen Pressen zur Verfügung, so kann man mit starken Schraubstöcken leicht einen Druck von etwa 100 Atm. erzeugen, was auch genügen dürfte.

Bei sehr wasserhaltigen Geweben, z. B. bei Kakteenproben, tritt schon beim Abtöten nach Erhitzen häufig soviel Preßsaft aus, daß ein Auspressen unnötig wäre. Dieser ausgetretene Saft wurde mit dem unter hohen Druck gewonnenen verglichen.

Tabelle 23.

	Opuntia castillae	*Echinocereus rigidissimus*	*Echinocactus Wislizeni*
Saft vor Auspressen	7,35	5,42	5,11
Preßsaft	6,39	5,42	5,11

Bei der Opuntie erhalten wir nach stärkerem Auspressen in der zweiten Fraktion einen etwas niedrigeren Wert. Bei den nur aus Wassergewebe bestehenden Proben der anderen beiden Arten zeigt sich kein Unterschied.

Bei *Echinocactus Wislizeni* wurde noch untersucht, ob ein 20 Minuten langes Erhitzen von frischem Kakteensaft eine Veränderung in der Konzentration hervorruft. Die Papago-Indianer der Arizonawüste gewinnen, wenn ihnen Trinkwasser fehlt, aus *Echinocactus Wislizeni* (Bisnaga) leicht eine größere Menge Saft, indem sie den oberen Teil des Kugelkaktus abschneiden und das innere Gewebe mit einem Holzstück kräftig stampfen. Es sammelt sich dann in der Höhlung soviel Saft an, daß man ihn mit den Händen herausschöpfen kann. Auf gleiche Weise gewonnener Saft wurde frisch und nach Erhitzen untersucht. In beiden Fällen war der osmotische Wert gleich 5,11 Atm.

Eine weitere Frage ist die Verwendung von geeigneten Preßgefäßen [1]). Bei Anwendung von hohen Drucken ist insbesondere das Buchnersche Bakterienpreßgefäß zu empfehlen. Es wird jetzt aus Nirosta-Stahl geliefert. Mit diesem Preßgefäß, bei dem auch das Schälchen mit dem aufgefangenen Preßsaft in einem abgeschlossenen Raum steht, so daß Wasserverluste durch Verdunstung ausgeschlossen sind, wurden alle Untersuchungen in Amerika ausgeführt. Vorher stand Verfasser nur ein Preßgefäß aus gewöhnlichem Stahl zur Verfügung. Die Folge davon war, daß sich bei gerbstoffhaltigen Pflanzen der Preßsaft immer tiefschwarz färbte. Es fragt sich, ob durch diese Gerbstoffällungen nicht Veränderungen in der Zellsaftkonzentration bedingt werden. Um diese Frage zu beantworten, wurden Parallelbestimmungen mit dem Preßsatz aus Nirosta-Stahl und aus gewöhnlichem Stahl ausgeführt. Zur Verwendung kamen die stark gerbstoffhaltigen Blätter der echten Kastanie und der Eiche. Als Mittel aus 10 Parallelproben ergab sich ein Unterschied von 0,1 Atm., und zwar lagen die Werte beim gewöhnlichen Stahl im Mittel um diesen Betrag höher, was sicher innerhalb der Versuchsfehler ist. Eine Erniedrigung der Zellsaftkonzentration bei den scheinbar so starken Gerbstoffällungen kommt also nicht in Frage. Bei Farbreaktionen werden sehr leicht starke Veränderungen nur vorgetäuscht.

b) Die Bestimmung des Gefrierpunktes.

Die Bestimmung des Gefrierpunktes ist nach den in der physikalischen Chemie üblichen Methoden auszuführen und bietet keine Schwierigkeiten. An Stelle des üblichen Beckmann-Thermometers benützt man

1) An anderer Stelle sind genauere Angaben über die Apparatur, namentlich auch über wenig kostspielige Vorrichtungen gemacht worden (H. Walter 1931).

vorteilhafter das Mikrokryoskop nach Burian-Drucker. In diesem Falle braucht man nicht mehr als 1,5 ccm Preßsaft, die leicht aus etwa 10 g Frischsubstanz zu gewinnen sind. Die Genauigkeit der Ablesung ist 0,002° C (= 0,024 Atm.). Es ist aber nicht notwendig, mehr als 0,1 Atm. zu berücksichtigen, da die Fehlerquellen bei der Probenentnahme nur in seltensten Fällen es erlauben, bei den osmotischen Werten noch die zweite Dezimale als einwandfrei zu betrachten.

Wenn auch die Methoden der Gefrierpunktsbestimmung dieselben sind wie in der physikalischen Chemie, so besteht doch ein grundlegender Unterschied in der Hinsicht, daß der Physiker den größten Wert auf die genaueste Durchführung der Einzelbestimmung legt, während in der Biologie die Einzelbestimmung meistens wertlos ist und nur auf Grund von sehr großem Zahlenmaterial sich Rückschlüsse ziehen lassen. Deshalb muß der Biologe Wert darauf legen, daß es ihm möglich ist, in kurzer Zeit recht viele Bestimmungen durchzuführen. Durch bestimmte Handgriffe, die an anderer Stelle beschrieben sind (H. Walter 1931), ist es möglich, die Zeit für eine Gefrierpunktsbestimmung sehr stark abzukürzen, ohne daß die Genauigkeit der Bestimmung unter 0,006° C oder 0,07 Atm. fällt. Bei Anwendung dieser Handgriffe und bei Verwendung einer geeigneten Preßapparatur lassen sich von einem einzigen Untersucher am Tage leicht 20—25 Bestimmungen des osmotischen Wertes ausführen.

Die ostmotischen Werte sind der Einfachheit halber am zweckmäßigsten stets nach der üblichen Formel in Atmosphären umzurechnen. Harris und Gortner haben für diesen Zweck Tabellen ausgearbeitet, die wir im Anhang bringen. Ein Umrechnen kommt dadurch in Fortfall. Von einer Korrektur für die Unterkühlung sieht man am zweckmäßigsten ab und unterkühlt dafür besser stets um 1° C unter den Gefrierpunkt des Preßsaftes.

Wenden wir uns nun zur Prüfung der Frage: Wie stimmen die kryoskopisch bestimmten Werte mit den plasmolytischen überein? Man kann diese Werte leider nicht ohne weiteres vergleichen. Plasmolytische Werte geben die Konzentration bei Grenzplasmolyse, kryoskopische im normalen Zustande an, plasmolytische Werte gelten nur für bestimmte Zellen, kryoskopische sind Mittelwerte für ganze Pflanzenteile. Berücksichtigt man aber diese Umstände, so kann man sagen, daß sich keine Differenzen bisher ergeben haben. An anderer Stelle sind vom Verfasser einige Beispiele bereits angeführt worden (H. Walter 1930). Weiter oben hatten wir auch die Bestimmungen von Maximow (vgl. Tab. 15) erwähnt. Als weiteres Beispiel führen wir eine Tabelle aus Knudson und Ginsburg an:

Tabelle 24.

	Plasmolysiert in Zuckerlösung	Plasmolysiert in $CaCl_2$	Kryoskopisch ermittelt
Zebrina pendula			
I	4,23	4,48	5,17
II	4,12	4,65	6,42
III	4,19	4,70	5,71
IV	4,21	4,57	5,29
Iresine Herbstii			
I	6,72	7,08	8,30
II	6,50	7,10	9,44
III	6,94	6,81	7,98
IV	6,33	6,92	8,02

Für die plasmolytische Bestimmung wurden bei *Zebrina pendula* Zellen der unteren Epidermis, bei *Iresine* pigmentierte Mesophyllzellen benutzt. Diese Zellen zeichnen sich stets durch niedrige Zellsaftkonzentrationen im Vergleich zu den assimilierenden Chlorophyllzellen aus. Da aber ein großer Teil der Preßsaftmenge gerade von letzteren stammt, so erklären sich daraus die relativ höheren kryoskopischen Werte. Im allgemeinen ist aber die Übereinstimmung als gut zu bezeichnen.

Nur bei einigen neueren Untersuchungen an immergrünen Laubblättern und Koniferennadeln haben plasmolytische Untersuchungen von Ursprung und Blum (1930), Guttenberg und Preising auffallend hohe Werte ergeben. In allen diesen Fällen handelt es sich aber um Objekte, die für plasmolytische Untersuchungen äußerst ungünstig sind, und bisher auch niemals für solche Untersuchungen benutzt wurden. Die Forscher weisen selbst auf die Schwierigkeiten hin, die es in einzelnen Fällen unmöglich machten, überhaupt eine Bestimmung durchzuführen. Um leichter arbeiten zu können, kamen hochkonzentrierte KNO_3-Lösungen zur Anwendung, obgleich Blagowestschenski neuerdings wieder gezeigt hat, daß dadurch außerordentlich große Fehler entstehen, die weit über 100% betragen können. Die wenigen angeführten Werte dürfen deshalb wohl kaum Anspruch auf Genauigkeit erheben. Im Gegensatz dazu sind bei denselben Objekten (Koniferen, immergrüne Mediterransträucher, *Hedera helix* und *Ilex aquifolium*) viele Hunderte von kryoskopischen Bestimmungen ausgeführt worden, die alle unter sich gut übereinstimmende Werte, aber selbst unter extremsten Bedingungen niemals so hohe Werte, wie bei den plasmolytischen Bestimmungen ergaben. Es handelt sich also hier offenbar um plasmolytische Fehlbestimmungen[1]).

2. Die Probenentnahme.

Die Genauigkeit der Ergebnisse von kryoskopischen Bestimmungen hängt im wesentlichen auch von der Art der Probenentnahme ab. Werden schon beim Einsammeln des Materials Fehler gemacht, so hilft die genaueste Bestimmung nichts. Da durch unachtsam entnommene Proben Abweichungen entstehen können, die die Fehlerquellen bei richtiger weiterer Behandlung der Proben bei weitem überschreiten, so ist es verständlich, daß der Probenentnahme die größte Aufmerksamkeit zu schenken ist. Nur bei kleinen Pflanzen wird man für die Proben ganze Pflanzen (meist nur oberirdische Teile) verwenden. Weit häufiger werden nur bestimmte Organe der Pflanzen, meist Blätter, eingesammelt. Man muß sich deshalb Rechenschaft über die Verteilung des osmotischen Wertes innerhalb der Pflanzen selbst ablegen.

a) Vergleich von Wurzeln und Blättern:

Tabelle 25.

Ilex aquifolium (nach Dixon).	
Wurzeln	8,2 Atm.
Blätter	12,9—13,6 „

Eucalyptus globulus (nach Dixon)	
Wurzeln, 1—4 mm	8,11 Atm.
Horizontale Blätter	11,68 „

Ilex aquifolium (nach Dixon).	
Wurzeln, 1 mm	7,64
„ unter 3 mm	8,21
„ bis 4 mm	10,32
Blätter (verschiedenen Alters)	12,89—15,70

Iris germanica (nach Dixon).	
Wurzeln	9,20
Rhizom	9,97
Blattbasen	13,04
Blattspitzen	13,05

1) Vgl. dazu das Referat über die Arbeit von Ursprung und Blum in Zeitschr. f. Bot. 24, 324, 1931.

Als Ergänzung geben wir folgende Bestimmungen des Verfassers in Amerika an:

Tabelle 26.

Iris missouriensis.

Rhizom	10,5	Atm.
Blätter	11,4	

Coralliorhiza multiflora.

Wurzelnest	8,6	Atm.
Blütenstand	5,5	

Mentzelia multiflora (Loasac.).

Pfahlwurzel	4,7	Atm.
Blätter	10,9	,,

Pseudocymopterus anisatus (Umbell.).

Pfahlwurzel	10,7	Atm.
Blätter	14,7	,,

Frasera speciosa (Gentianaceae).
Nicht blühende Rosette

Fleischige Wurzel	13,8	Atm.
Blätter	12,9	,,

Allium cernuum.

Wurzeln	6,7	Atm.
Zwiebel	8,4	,,
Blätter	7,8	,,
Blüten	11,4	,,

Solanum tuberosum (Deutschland).

	I	II
Knollen	7,0	7,0
Sprosse	10,3	9,8

Wir ersehen aus diesen Tabellen, daß der osmotische Wert in der Pflanze im allgemeinen in den unterirdischen Organen niedriger ist als in den Blättern (vgl. auch Abb. 39). Ausnahmen sind möglich, wenn die unterirdischen Organe viel Reservestoffe enthalten: Wurzeln von *Coralliorhiza*, Zwiebeln bei *Allium*, Wurzeln bei nichtblühender *Frasera*, die dem Habitus nach an unsere *Gentiana lutea* erinnert. Da die Angaben über osmotische Werte von unterirdischen Organen nur spärlich sind, so seien einige Werte nach Dixon hier noch beigefügt:

Tabelle 27.

Pteris aquilina (Rhizom)	11,18	Atm.
Equisetum thelmateia (Rhizom)	7,19	
Allium cepa (Zwiebel)	11,29	
Beta vulgaris (Rübenwurzel)	14,51—21,18	Atm.
Brassica rapa (Rübenwurzel)	13,55	,,
Solanum tuberosum (Knolle)	7,08	,,
Helianthus tuberosus (Knolle)	13,48	,,

b) Vergleich von Stengeln und Blättern:

Bei krautigen Pflanzen scheinen die Unterschiede zwischen Stengeln und Blättern nicht groß zu sein. Wir geben hier einige Bestimmungen nach Harris und Lawrence aus Arizona (Winterannuelle) wieder:

Tabelle 28.

	Stengel	Blätter
Sphaerostigma chamaenerioides	11,3	11,5
Calycoseris wrightii	11,8	11,6
Streptanthus arizonicus	16,9	14,7
Eulobus californicus	18,7	10,7
Nemoseris neomexicana	15,0	14,1
,, ,,	11,1	10,2

Weitere vergleichende Bestimungen sind von Volk bei Heidelberg ausgeführt worden:

Tabelle 29.

	Stengel	Blätter	Blütenstände	Ganze Pflanzen
Euphorbia Gerardiana	9,9	12,2	13,7	13,2
Jurinea cyanoides	12,0	13,9	15,3	13,8
Helichrysum arenarium		13,3		13,2
Artemisia campestris		14,6		15,4

Bei Holzpflanzen wurden vom Verfasser junge Triebe von zwei Koniferen in Colorado untersucht:

Tabelle 30.

Picea Engelmannii	Nadeln 14,4		*Pseudotsuga Douglasii*	Nadeln 18,3
	Stengel 14,7			Stengel 18,7

Wir sehen, daß sich hier keine bestimmte Gesetzmäßigkeit nachweisen läßt. Zuweilen bestehen zwischen Stengel und Blättern keine Unterschiede, in anderen Fällen können die Werte für den Stengel etwas höher oder auch etwas tiefer liegen. Blüten dürften im allgemeinen höhere Werte besitzen als Blätter. Bei Früchten werden die Verhältnisse verschieden sein, je nachdem wir es mit sehr wasserreichen oder wasserarmen, zuckerreichen oder zuckerarmen Früchten zu tun haben.

Wir führen einige Beispiele nach Dixon und Atkins an:

Tabelle 31.

Solanum lycopersicum	8,79 Atm.	*Vaccinium oxycoccus*	18,72 Atm.
Citrus limonum	13,10 „	*Pirus malus*	23,18 „
Citrus aurantiacum	14,51 „	*Vitis vinifera*	38,32 „

c) Verteilung innerhalb der Blätter und bei verschiedenen Blättern:

Die Blätter kommen für die Untersuchung des osmotischen Wertes in erster Linie in Frage. Es ist deshalb wichtig, zu wissen, daß auch innerhalb der Blätter selbst Differenzen bestehen, die bei der Probenentnahme berücksichtigt werden müssen. Eine Versuchsserie mit *Hedera helix*, bei der ganze Blätter mit Blattstielen verwendet wurden, zeigte vollkommen unregelmäßige Schwankungen des osmotischen Wertes in Abhängigkeit von der Insertionshöhe. Die Erklärung dafür ergaben vergleichende Bestimmungen der Blattspreite und des Blattstieles:

Hedera helix.

Osmotische Werte in Atmosphären	Blattspreite	— 18,3 Atm.
	Blattstiele	— 13,6 „

Da die Blattstiele bei den Blattmosaiken sehr verschieden lang sind, so war der auf sie entfallende Teil in den einzelnen Proben sehr ungleich, wodurch die Unregelmäßigkeiten bedingt wurden.

Sind die Blätter der zu untersuchenden Pflanzenarten sehr groß (z. B. bei Kürbis), so muß man, falls man nur Teile eines Blattes verwendet, sehr darauf achten, daß stets vergleichbare Teile entnommen werden und die eine Probe nicht mehr Blattrippen enthält als die andere. Ebenso steigt bei langgestreckten Blättern der osmotische Wert zur Spitze zu an, namentlich, wenn die Blätter auch morphologische Unterschiede in den einzelnen Teilen aufweisen, z. B. wenn sie in einen starken Stachel auslaufen:

Tabelle 32.

Yucca glauca (Colorado).

Alte Blätter	Spitze	— 14,9 Atm.
	Mitte	— 14,2 „
	Basis	— 12,6 „
Ganz junge Blätter		— 11,3 „

Ähnliche Unterschiede findet man auch bei Opuntien:

Sproßglied von *Opuntia versicolor*	apikale Hälfte	— 15,78 Atm.
	basale Hälfte	— 15,28 „

Die Verteilung innerhalb eines Flachsproßgliedes von *Opuntia phaeacantha-toumeyi* gibt Abb. 7 *A* und *B* wieder. Aus Abb. 7 *A* folgt, daß

der osmotische Wert in den Randpartien etwas höher ist als in der Mitte. Bei Abb. 7*B* wäre es möglich, daß der linke Rand des untersuchten Sprosses südexponiert war und deshalb höhere Werte aufwies. Die Exposition der einzelnen Teile ist bei Kakteen von großer Bedeutung. So ergab ein äquatorial stehender Flachsproß von *Opuntia phaeacantha-blakeana*, nachdem er in der Medianebene halbiert war, folgende Werte:

Opuntia plaeacantha.	Sonnenseite	— 15,52 Atm. (rötlich gefärbt)
	Schattenseite	— 14,08 Atm. (grün gefärbt)

Abb. 7. Verteilung des osmotischen Wertes bei zwei Flachsprossen von *Opuntia phaeacantha-toumeyi* (*A* und *B*). Die durch punktierte Linien abgegrenzten Flächen geben die zur Probe genommenen Gewebeteile an. Die Zahlen bedeuten den osmotischen Wert in Atm. bei den entsprechenden Proben.

Weitere Beispiele von Säulenkakteen werden weiter unten angeführt (vgl. Teil III, 10). Auch Sproßglieder derselben Pflanze können bei Opuntien deutliche Unterschiede aufweisen.

Tabelle 33.

Opuntia versicolor.

Zwei Sproßglieder derselben Pflanze, beides Endglieder (12 cm lang)	I — 10,48 Atm. II — 9,95 „

Opuntia phaeacantha-toumeyi.

Drei Endglieder derselben Pflanze, Probenentnahme aus der Mitte der Sproßglieder	I — 10,91 Atm. II — 10,62 „ III — 10,86 „

Hier waren die Unterschiede gering. Sie sind aber bei derselben Art sofort größer, wenn die Sprosse nicht genau gleich exponiert sind:

Tabelle 34.

Probenentnahme um:	7^{15}	14^{00}
I. Meridional gestelltes Sproßglied	10,98	11,66
II. Äquatorial gestelltes Sproßglied	10,58	10,25

Die Verteilung bei einer im Absterben begriffenen *Opuntia* gibt Abb. 8 wieder. Zwei Sproßglieder haben sich neu bewurzelt. Der von einer Wasserzufuhr aus dem Boden abgeschnittene linke Ast der Pflanze beginnt abzusterben. Die osmotischen Werte sind jedoch nur unwesentlich erhöht.

Abb. 8. Osmotische Werte von Proben verschiedener Sproßglieder einer *Opuntia phaeacantha-toumeyi*-Pflanze. Die schwarzen Teile sind abgestorben.

Bei immergrünen Pflanzen ist genau auf das Alter der Blätter zu achten, da mit zunehmendem Alter der osmotische Wert ebenfalls steigt:

Tabelle 35.

	Pinus flexilis	*Pinus ponderosa-scopulorum*				*Pinus aristata*	*Abies concolor*	*Pseudotsuga taxifolia*	*Picea Engelmannii*
Diesjährige Nadeln .	17,7	18,9	15,0	15,0	14,8	15,0	19,0	20,2	14,6
Vorjährige Nadeln ..	19,6	22,5	20,9	19,0	19,4	21,7	22,1	27,1	19,8
Sehr alte Nadeln ...				19,9 (Mittel aus 19,0 und 19,4)			21,2		

Diese Unterschiede bleiben bei Koniferen im Laufe des ganzen Jahres erhalten, wie aus Abb. 9 hervorgeht.

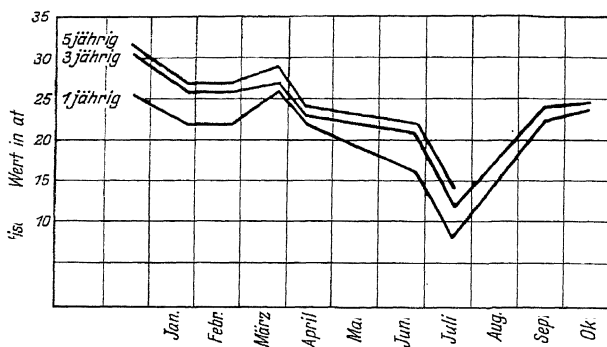



Abb. 9. Jahreskurven des osmotischen Wertes bei verschiedenaltrigen Nadeln von *Pinus ponderosa* in Idaho, U.S.A. (nach Gail und Cone). Die 5jährigen Nadeln fallen im Juli ab.

Für *Ilex aquifolium* geben Dixon und Atkins (1915) folgende Werte für verschiedenaltrige Blätter als Mittel aus mehreren Bestimmungen an:

Tabelle 36.

Letzte nicht ausgewachsene Blätter	14,5	Atm.
Letzte ausgewachsene Blätter.....	15,5	„
Vorletzte Blätter	13,5	„
Noch ältere Blätter..............	15,3	„
Allerälteste Blätter	15,7	„

Bei krautigen Pflanzen spielt die Insertionshöhe eine große Rolle, wobei aber nicht die Insertionshöhe als solche der bestimmende Faktor ist, sondern die Tatsache, daß die unteren Blätter sich im Frühjahr, die oberen aber im Sommer unter ganz anderen Wasserverhältnissen entwickelt haben. Auch bei Bäumen spielt die Insertionshöhe nur dann eine Rolle, wenn zugleich mit der Insertionshöhe die Außenfaktoren, namentlich die Belichtung, eine Veränderung erfahren (Abb. 10 und 11).

Da der osmotische Wert ein äußerst feiner Indikator für die Wasserverhältnisse ist, unter denen sich die Pflanze oder ihre Teile befinden, so ist es verständlich, daß jede Änderung der Exposition, der Lichtintensität oder der Wasserverhältnisse am Standort sofort in der Höhe des osmotischen Wertes zum Ausdruck kommt. Es ist deshalb auf alle diese Faktoren bei den Probenentnahmen genau zu achten; anderenfalls können

große Versuchsfehler entstehen. Da der osmotische Wert auch Tages- und Jahresschwankungen zeigen kann, so ist beim Vergleich der einzelnen Proben auch das zu berücksichtigen. Wir kommen im einzelnen auf diese Beziehungen noch zurück.

Alle hier erwähnten und kryoskopisch festgestellten Tatsachen lassen sich auch mit der plasmolytischen Methode ermitteln (vgl. Henrici und Iljin 1929). Das ist erneut ein Beweis, daß beide Methoden bei einwandfreiem Arbeiten auch einwandfreie Resultate ergeben.

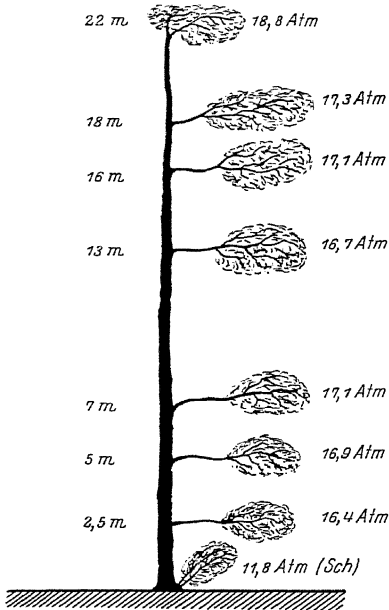



Abb. 10. Abhängigkeit der Höhe des osmotischen Wertes von der Blattinsertion bei *Castanea vesca*. Die Zahlen links geben die Insertionshöhe der Äste an, von denen die Proben entnommen wurden, die Zahlen rechts — die entsprechenden osmotischen Werte. Die unterste Probe wurde von stark beschatteten Stockausschlägen der Stammbasis entnommen. Der etwas höhere Wert der obersten Probe, und etwas tiefere der unteren Proben ist auf stärkere, resp. schwächere Lichtexposition zurückzuführen. Alle Äste, mit Ausnahme der unteren, stark blühend. Probenentnahme um 18 Uhr am 28. Juni 1929 (Heidelberg).

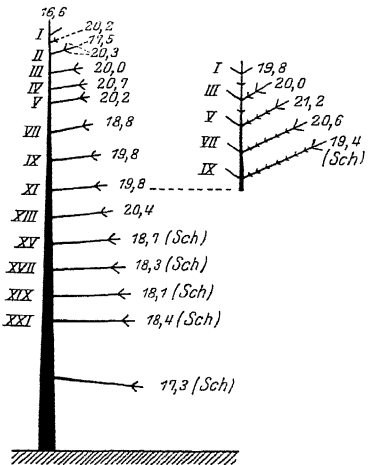



Abb. 11. Abhängigkeit der Höhe des osmotischen Wertes von der Insertion der Nadeln bei *Picea excelsa*. Baum 16,5 m hoch. Probenentnahme um 16^{30} am 16. Aug. 1929 (Heidelberg). Römische Ziffern links geben die Wirtelzahl von der Spitze gerechnet an. Die Ziffern rechts bedeuten den gefundenen osmotischen Wert. *Sch*-Nadeln zeigen Schattennadelcharakter. Unterster untersuchter Wirtel in 2,75 m Höhe stark beschattet. Man beachte die niederen Werte des Gipfeltriebes und des Spitzentriebes vom II. Wirtelast (17,5 Atm.), gegenüber den kleinen Ästen zwischen den Wirteln (20,2) und den beiden oberen Seitentrieben des II. Wirtels (20,3 Atm.). Von allen anderen Wirteln wurden der Spitzenteil und die beiden oberen Seitentriebe zusammen untersucht. Oben rechts Verteilung des osmotischen Wertes bei einem Ast des XI. Wirtels von oben.

Wird die Probenentnahme mit der notwendigen Sorgfalt ausgeführt, so zeigen Parallelproben stets eine gute Übereinstimmung. Die Abweichungen betragen nur wenige Zehntel Atmosphären. Als Beispiel seien folgende Bestimmungen angeführt:

Tabelle 37.

Phragmites communis-Bestand Balaton-See (Ungarn) 5^{30} am 14. VIII.	I 14,3	II 14,7	III 14,4	IV 14,6
Scirpus lacustris-Bestand daselbst	I 10,1	II 10,0	III 9,8	
Asarum europaeum-Bestand........... Heidelberg, 30. XII. 1928	I 13,5	II 13,5		
Covillea glutinosa. Je zwei Proben (I und II) von fünf verschiedenen Büschen. Arizona. (Proben erst eine Woche nach Abtöten in Nebraska bestimmt).....	I 27,5 34,9 36,7 41,6 37,1	II 27,9 34,1 36,5 41,6 37,2		

Während man also bei sorgfältiger Entnahme von Parallelproben bei *Covillea* sehr gute Übereinstimmung erhält, kann man bei einseitiger Entnahme von bestimmten Ästen eines Busches sehr große Abweichungen erhalten. Denn bei *Covillea* sterben die äußeren Äste immer ab und die jüngeren Triebe entwickeln sich von den inneren Teilen der Sproßbasis. In Übereinstimmung damit zeigen die Blätter der älteren Zweige höhere Werte (s. Abb. 12).

Abb. 12. Osmotische Werte der Blätter von verschiedenen Zweigen bei *Covillea glutinosa*. Probenentnahme am 5. I. 1930 (Tucson, Arizona). Die äußeren Äste sind die ältesten. Sie sterben ab. Von innen treiben immer neue Äste aus. Trockener Standort auf der Bajada.

Sind die Standortsverhältnisse innerhalb einer Pflanzengesellschaft sehr homogen, so zeigen die verschiedenen Pflanzen einer Art eine sehr gleichmäßige Entwicklung, und ihre osmotischen Werte sind auch sehr gleichförmig. Solche homogene Standorte sind z. B. die Röhrichtzone am Ufer eines Sees bei gleichbleibender Tiefe. Die osmotischen Werte von verschiedenen *Phragmites*- und *Scirpus*-Pflanzen innerhalb dieser Zone sind oben angeführt worden (Tab. 37). Ein sehr homogener Standort sind auch festgelegte Flugsanddünen bei ebener Oberfläche. Volk hat innerhalb einer solchen homogenen Pflanzengesellschaft vier möglichst gleichförmige Probeflächen abgesteckt und die osmotischen Werte der Pflanzenarten für jede Fläche einzeln bestimmt. Sie ergaben sehr gute Übereinstimmung:

Tabelle 38.

	Datum	I	II	III	IV
Alyssum arenarium ..	20. III. 1929	17,0	17,1	17,1	17,1
,, ,, ..	5. IX. 1929	13,1	13,0	12,9	
Euphorbia Gerardiana .	31. VIII. 1929	17,8	18,0	17,8	
Thymus angustifolius	16. III. 1929	19,8	20,2		
,, ,, .	15. VIII. 1929	10,6	10,6	10,8	10,5
Koeleria glauca	13. VII. 1928	12,6	12,4		
Weingärtneria canescens	13. VII. 1928	12,7	12,7		
Jurinea cyanoides	8. VII. 1928	11,8	12,3	12,1	
,, ,, ...	13. VII. 1928	10,7	10,2		
Salsola Kali	5. IX. 1929	11,2	11,2	11,2	
Helichrysum arenarium	8. VII. 1928	12,5	12,5	12,4	

Etwas weniger homogen waren die Standorte, von denen folgende Proben entnommen wurden:

Tabelle 39.

	I	II	III	
Andropogon furcatus ..	8,2	8,2	8,7	Prärie, Nebraska, 19. V. 1930.
Andropogon scoparius	7,9	8,5	7,9	Daselbst.
Allionia incarnata	23,9	24,2		Nordhang, Arizona, 5. XII. 1929.

Ist dagegen der Standort sehr heterogen, wie z. B. Felsstandorte, so können nahe nebeneinander wachsende Pflanzen ganz verschiedene osmotische Werte aufweisen. Die Unterschiede sind dabei in einer steinigen Wüste nach der Regenperiode relativ gering, da alle Pflanzen genügend Wasser zur Verfügung haben, vergrößern sich aber mit zunehmender Trockenheit:

Tabelle 40.

Encelia farinosa. Gleichzeitige Probenentnahme an denselben Standorten.

	Zu Beginn der Trockenperiode am 25. X. 1929	Während der Trockenperiode am 7. XII. 1929
I	23,9 Atm.	24,9 Atm.
II	25,0 ,,	37,3 ,,
III	26,0 ,,	38,9 ,,
IV	28,5 ,,	44,7 ,,

Es fragt sich, wie sich die osmotischen Werte von Blättern verhalten, wenn wir nahe nebeneinander stehende und unter gleichen Bedingungen wachsende sterile und blühende Pflanzen miteinander vergleichen. Die Antwort geben uns die Tab. 41 und 42:

Tabelle 41.

Encelia farinosa.

Blätter	SW-Exposition	NO-Exposition	feuchter Standort
Blühender Strauch	24,0—25,0 Atm.	25,3 Atm.	22,5 Atm.
Steriler Strauch ..	23,9 ,,	26,7 ,,	22,4 ,,

Es ist also kein deutlicher Unterschied festzustellen. Dasselbe fand auch Volk bei Sandpflanzen in der Nähe von Heidelberg:

Tabelle 42.

	Datum	sterile Pflanzen	blühende Pflanzen
Alyssum arenarium ...	24. IV.	12,6 Atm.	12,6 Atm.
Euphorbia Gerardiana .	17. VII.	15,1	15,0 ,,
,, ,, .	20. VII.	14,3	14,0
Artemisia campestris ..	31. VIII.	14,6	15,4
,, ,, ..	1. IX.	14,1	13,3
,, ,, ..	5. IX.	13,6	13,6
,, ,, ..	12. X.	12,7	14,3
Helichrysum arenarium	24. VII.	13,2	13,0
Jurinea cyanoides	16. IX.	13,6	13,6

3. Die Tagesschwankungen des osmotischen Wertes.

Der osmotische Wert ist eine in gewissem Grade veränderliche Größe. Das Ausmaß der Schwankungen ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden und für die einzelnen ökologischen Typen charakteristisch. Die

Veränderungen des auf kryoskopischem Wege ermittelten osmotischen Wertes können auf zweierlei Weise zustande kommen: 1. durch eine Veränderung des Turgorzustandes oder 2. durch Veränderung der grenzplasmolytischen Konzentration.

Jeder Wasserverlust der Zellen muß einen Anstieg des osmotischen Wertes bedingen, ebenso aber auch jede Neubildung von osmotisch wirksamen Substanzen ohne gleichzeitigen Wasserverlust. Wollte man diese beiden Vorgänge trennen, so müßte man Wassergehaltsbestimmungen ausführen und zugleich auch die grenzplasmolytischen Werte oder die Werte bei Wassersättigung feststellen. In den meisten Fällen werden die Schwankungen des osmotischen Wertes durch beide Vorgänge zugleich hervorgerufen.

Sind die Schwankungen des osmotischen Wertes nur gering, so wird es sich ohne spezielle Untersuchung nicht entscheiden lassen, welcher von den beiden Faktoren der ausschlaggebende ist. Bei sehr großen und sich rasch vollziehenden Schwankungen werden jedoch stets die auftretenden oder verschwindenden Wasserdefizite maßgebend sein und Schwankungen der grenzplasmolytischen Konzentration nur eine untergeordnete Rolle spielen (vgl. dazu Henrici). Immerhin können selbst bei raschem Welken nach Meier (Ursprung und Blum 1930) auch letztere von Bedeutung sein. Für die Beurteilung der Hydraturverhältnisse des Plasmas bleibt es sich im allgemeinen gleich, wodurch der Anstieg des osmotischen Wertes bedingt wird, d. h. ob eine Neubildung von Zucker oder eine Abnahme des Wassergehaltes oder beides eintritt. Die unmittelbaren Veränderungen der Hydratur des Plasma werden stets dieselben sein, womit aber nicht behauptet werden soll, daß auch die physiologischen Reaktionen in allen diesen Fällen genau die gleichen sein müssen. Immerhin lehrt uns die Beobachtung, daß diese Faktoren so stark ineinander greifen, daß im Endresultat sich mehr oder weniger dasselbe ergibt. So wissen wir, daß z. B. die Wirkung erhöhter Lichtintensität, die vor allen Dingen die Assimilation der Pflanzen, aber auch deren Transpiration beeinflußt, sich sehr ähnlich äußert wie die Wirkung von Trockenheit.

Da sowohl der Wassergehalt der Blätter als auch der durch die CO_2-Assimilation und die Ableitung der Assimilate bedingte Zuckergehalt der Blätter regelmäßige Tagesschwankungen aufweisen, so müssen auch Tagesschwankungen des osmotischen Wertes auftreten, die durch das Zusammenwirken beider Faktoren in verstärktem Maße zum Ausdruck kommen werden.

Maximow will zwar aus seiner S. 32 angeführten Tabelle schließen, daß die Tagesschwankungen des osmotischen Wertes bei seinen Pflanzen durch Wasserverluste allein bedingt sind, weil die grenzplasmolytischen Werte unverändert blieben. Er führte aber die plasmolytischen Untersuchungen, wie aus der vorhergehenden Arbeit (1916 a) zu ersehen ist, an Epidermiszellen aus. Wenn bei diesen die grenzplasmolytische Konzentration konstant blieb, so besagt das noch nichts in bezug auf die Verhältnisse in den assimilierenden Chlorophyllzellen. Wir haben allen Grund anzunehmen, daß der Zuckergehalt dieser Zellen im Laufe eines Tages nicht konstant bleibt und Tagesschwankungen des Grenzplasmolysewertes sind auch von anderer Seite wiederholt festgestellt worden (Ursprung 1916, Iljin 1929).

Eine Veränderung des Zuckergehaltes der Blätter im Laufe eines Tages ist schon aus dem Grunde zu erwarten, weil die CO_2-Assimilation

im Laufe des Vormittages meistens stark steigt, um nach Erreichen eines Maximums wieder abzufallen. Allerdings ist die Tageskurve der CO_2-Assimilation selten eine regelmäßige. Bei starken Wasserverlusten der Blätter zeigt sich oft um die Mittagszeit eine Hemmung, wodurch die Kurve zweigipfelig wird, oder aber es treten unregelmäßige und vorläufig noch nicht aufgeklärte Schwankungen auf (vgl. Kostytschew und Mitarbeiter).

Man darf aber nicht glauben, daß die Grenzplasmolysewerte der Blätter sich parallel mit der Assimilationsintensität verändern. Denn erstens werden die Assimilate bei Stärkeblättern zum Teil rasch in Stärke umgewandelt, wodurch sie osmotisch unwirksam werden, zweitens setzt meistens sofort eine starke Ableitung der Assimilate ein, wodurch die Konzentration sinkt.

Abb. 13. Tagesschwankungen des Wassergehaltes und der Kohlehydrate bei *Robinia pseudacacia* (nach Kokin). *M* Monosaccharide, *D* Disaccharide, *A* Stärke (Amylose), *K* gesamte Kohlehydrate, Abszisse Tageszeit.

In neuerer Zeit sind eine Reihe von Untersuchungen über die Tagesschwankungen des Zuckergehaltes bei Blättern verschiedener Pflanzen ausgeführt worden, wobei Monosaccharide, Disaccharide und leicht hydrolysierbare Polysaccharide getrennt bestimmt wurden. (Stanescu, Kokin, Tschesnokow und Bazyrina.) Auch Tagesschwankungen der Refraktometerwerte sind nachgewiesen worden (Thoenes).

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß wir zunächst zwischen Pflanzen mit Stärkeblättern und solchen mit Zuckerblättern unterscheiden müssen. Bei typischen Stärkeblättern sind die Tagesschwankungen des Zuckergehaltes relativ gering, diejenigen des Stärkegehaltes am deutlichsten (s. Abb. 13). Bei den meisten Pflanzen jedoch ändert sich der Zuckergehalt der Blätter im Laufe eines Tages stärker als der Stärkegehalt, wobei meistens die Disaccharide die größten Schwankungen aufweisen (s. Abb. 14). Da der Zuckergehalt bei diesen Untersuchungen pro Gramm Trockensubstanz berechnet wird, so ist er von Wassergehaltsschwankungen der Blätter unabhängig. Änderungen im Zuckergehalt müssen deshalb Tagesschwankungen der Grenzplasmolysewerte bedingen. Im allgemeinen steigt der Zuckergehalt an klaren Tagen im Laufe des Vormittages an und erreicht ein Maximum zwischen 12^{00} und 17^{00}, worauf er wieder abfällt. Das Minimum liegt zwischen 4^{00} und 6^{00}. Im einzelnen kann aber der Verlauf der Kurven ein verschiedener sein. Auch hier treten, ebenso wie bei den Assimilationskurven, zuweilen zweigipflige Kurven auf mit einem relativen Minimum um die Mittagszeit, das wohl mit der Assimilationshemmung bei starken Wasserdefiziten zusammenhängt (s. Abb. 15).

Helianthus grossoserratus (jung)	0,5 Atm. = 5,1%
Solidago canadensis (jung und feucht)	0,7 „ = 6,0%
Amorpha canescens (jung)	0,7 „ = 6,0%
Allium mutabile (blühend)	nicht nachweisbar
Koeleria cristata (kurz vor Blüte)	0,5 Atm. = 4,0%

Sonst zeigen aber Sonnenpflanzen meist sehr starke Tagesschwankungen, wie aus den weiteren Tabellen hervorgeht (Tab. 46—48). Die Bestimmungen bei Präriepflanzen der Tab. 46 wurden im Frühsommer bei noch ziemlich günstiger Wasserversorgung, bei den Steppenpflanzen aus Ungarn (Tab. 47) dagegen im Herbst bei großer Trockenheit ausgeführt. Von den Sandpflanzen bei Heidelberg führen wir nur die im Sommer 1929 größten beobachteten Schwankungen an (Tab. 48).

Tabelle 46.

Präriepflanzen (Nebraska).

Tragopogon pratensis (blühend)	1,2 Atm. = 12%
Amorpha fruticosa (Strauch blühend, feucht)	2,1 „ = 17%
Astragalus crassipes (fruchtend)	2,6 „ = 19%
Erigeron ramosus (blühend)	2,9 „ = 23%
Psoralea floribunda (blühend)	2,6 „ = 27%
„ „ „	2,0 „ = 20%
Sporobolus heterolepis	1,1 „ = 11%
Stipa spartea (fruchtend)	3,2 „ = 26%

Tabelle 47.

Steppenpflanzen (Ungarn).

Lactuca scariola (fruchtend)	2,8 Atm. = 20%
Euphrasia lutea (blühend)	6,0 „ = 17%
Dorycnium germanicum (blühend)	6,6 „ = 27%
Helianthemum fumana	6,2 „ = 30%

Tabelle 48.

Sandpflanzen (Heidelberg) nach Volk.

	Größte Tagesschwankung
Artemisia campestris	2,1 Atm. = 16%
Jurinea cyanoides	1,7 „ = 16%
Euphorbia Gerardiana	3,6 „ = 32%
Helichrysum arenarium	2,0 „ = 18%
Euphrasia lutea	5,7 „ = 36%
Koeleria glauca	2,4 „ = 16%
Kochia arenaria (normal)	1,4 „ = 7%

Bei Holzpflanzen können selbst bei großer Trockenheit infolge des stark ausgebildeten Wurzelsystems und der guten Wasserleitung die Tagesschwankungen gering bleiben. Außer der angeführten *Vitis vulpina* erwähnen wir hier auch *Robinia pseudacacia* (Ungarn), bei der die Blätter im Schatten eine Schwankung von 0,4 Atm. = 3,4% und in der Sonne von 0,8 Atm. = 4,6% aufwiesen. Etwas größer waren die Schwankungen bei *Cornus asperifolia* in Nebraska, wobei Sonnen- und Schattenformen kaum einen Unterschied ergaben: Strauch im Schatten (steril) — 1,3 Atm. = 11,7%, Strauch in Sonne (blühend) — 1,4 Atm. = 10%. Die Tagesschwankungen bei Koniferen sind gering, wohl infolge einer schwachen Transpiration, bei immergrünen Hartlaubgewächsen im Meditterangebiet dagegen etwas größer:

Tabelle 49.

Pinus nigra, Ungarn, Ostseite einer Baumgruppe	1,1 Atm. = 7%
„ „ „ Westseite (schattiger)	0,3 „ = 2%
Quercus ilex, Südfrankreich, am 16. VI.	2,3 „ = 12%
Pistacia lentiscus, daselbst, am 16. VI.	2,7 „ = 11%

Alle angeführten Werte wurden an klaren, aber nicht immer extremen Tagen gewonnen. Sie sind natürlich nur Stichproben; denn die Größe der Tagesschwankungen hängt stark von den Außenfaktoren ab. An bewölkten Tagen dürften Tagesschwankungen ganz fehlen, denn nur durch die Sonne wird die Transpirationsintensität so stark gesteigert, daß zeitweise Unterbilanz eintritt. Mit steigender Verdunstungskraft der Atmosphäre bei stets guter Wasserversorgung durch das Wurzelsystem werden die Tagesschwankungen immer stärker. Tritt dann schließlich im Laufe des Tages eine Transpirationseinschränkung durch frühzeitigen Spaltenschluß (Stålfelt, Pisek und Cartellieri) oder Welken ein, wobei die weitere Wasserabgabe eine Herabsetzung erfährt, so werden die Ausschläge nur noch wenig zunehmen. Schematisch gibt Abb. 16 diese Verhältnisse wieder.

Verdunstungskraft der Atmosphäre

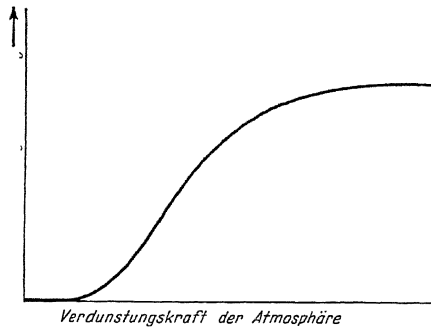



Abb. 16. Schematische Darstellung der Änderung der Tagesschwankung des osmotischen Wertes bei zunehmender Verdunstungskraft der Atmosphäre und mittlerer Feuchtigkeit des Bodens.

Komplizierter ist die Wirkung zunehmender Austrocknung des Bodens bei mittelstarker gleichbleibender Verdunstungskraft. Zunächst solange der Boden so viel Wasser enthält, daß die Transpirationsverluste ganz ersetzt werden, fehlen Tagesschwankungen. Dann bei zunehmender Austrocknung wird die Wasseraufnahme soweit erschwert, daß am Tage Defizite eintreten. Mit weiterer Austrocknung werden die Defizite und die Tagesschwankungen immer größer. Das Maximum wird erreicht, wenn die Wasseraufnahme im Laufe der Nacht noch ausreicht, um bis zum Morgen das Wasserdefizit fast zu decken. Wird der Boden noch trockener, so ist morgens bereits ein Defizit vorhanden, das von Tag zu Tag größer wird. Die Tagesschwankungen werden geringer, aber zugleich steigen die Morgenwerte (Tagesminima) der Zellsaftkonzentration an. Schließlich kann die Pflanze zeitweilig in einen latenten Zustand versetzt werden. Es findet nur eine minimale Transpiration statt, Tagesschwankungen fehlen, und der osmo-

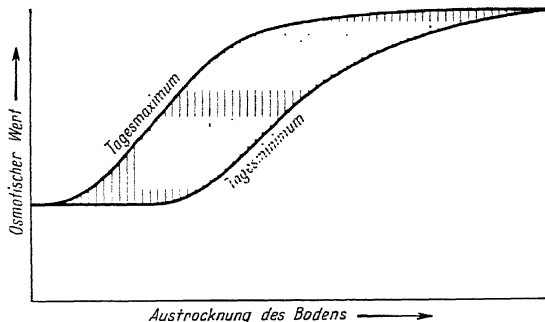



Abb. 17. Schematische Darstellung der Abhängigkeit der Tagesschwankung des osmotischen Wertes von der zunehmenden Austrocknung des Bodens bei gleichbleibender mittlerer Verdunstungskraft der Atmosphäre. Die Kurven geben die Tagesmaxima und -minima des osmotischen Wertes. Die Differenz zwischen beiden (schraffierter Teil) ist die Tagesschwankung. Sie ist gering bei sehr guter und sehr schlechter Wasserversorgung der Pflanzen.

tische Wert steigt weiter nur sehr langsam an (vgl. Abb. 17). Nicht dürreresistente Pflanzen sterben jedoch schon früher ab (vgl. Abb. 18).

Abb. 18. Tagesschwankungen des osmotischen Wertes bei *Bromus tectorum* kurz vor dem Vertrocknen bei rasch abnehmendem Wassergehalt des Bodens (Sanddünen bei Heidelberg, nach Angaben von Volk). Die Tagesminima des osmotischen Wertes steigen vor dem Absterben rascher an als die Maxima — die Tagesschwankungen werden geringer. Andere Frühlingsephemeren, wie z. B. *Veronica praecox* verhalten sich ähnlich.

Die hier zur Erläuterung angenommenen idealen Verhältnisse sind in der Natur fast niemals verwirklicht. Deshalb kann man auch diese regelmäßige Veränderung der Tagesschwankungen während einer Trockenperiode kaum verfolgen. Immerhin ließ sich in Ungarn zeigen, daß bei Pflanzen, die stark unter Trockenheit litten, die Tagesschwankungen fast oder ganz aufhörten. Zugleich wiesen diese Pflanzen enorme Wasserdefizite auf, was durch das Fallen der osmotischen Werte nach Beginn der Regenzeit bewiesen wird.

Tabelle 50.

	Tagesschwankung während der Trockenzeit	Abfall des Wertes nach Regen
Carex humilis	6,4 Atm. = 17,5%	51%
Chrysopogon gryllus	0,5 „ = 1,6%	45%
Festuca sulcata	fehlt	44%
Thymus serpyllum subsp.	1,2 „ = 5,7%	45%

(Morgenwert während der Trockenzeit = 100%.)

Auch *Euphrasia lutea*, die in Ungarn unter den extremen Bedingungen nur eine Tagesschwankung von 17% bei einem maximalen osmotischen Wert von 40,8 Atm. aufwies, zeigte bei Heidelberg unter günstigeren Wasserverhältnissen nach Volk eine Schwankung bis zu 36% und einen Abendwert von 22,6 Atm. In Ungarn konnte die Pflanze während der Nacht nicht die Wasserdefizite decken, denn nach dem Regen sank der Wert um ganze 44%. Bei Heidelberg war die Pflanze mit 16,9 Atm. morgens noch ziemlich gesättigt. *Dorycnium germanicum* und *Helianthemum fumana*, die in Ungarn höhere prozentuale Tagesschwankungen zeigten, besaßen viel geringere Wasserdefizite. Das Sinken des Wertes nach Eintritt des Regens betrug bei ihnen nur 10%, resp. 16%.

Volk hat die Tagesschwankungen bei Sandpflanzen in der Nähe von Heidelberg im Laufe eines Sommers wiederholt gemessen. Die Größe dieser Tagesschwankungen ist aus Abb. 35 zu ersehen, wenn man die Differenz zwischen den jeweiligen Morgen- und Abendwerten vergleicht. Scheinbar schwankt diese im Laufe des Sommers ganz unregelmäßig,

und die einzelnen Arten zeigen durchaus keine deutliche Übereinstimmung. Das ist verständlich, denn die Größe der Tagesschwankung wird nicht nur durch die Außenfaktoren bedingt, sondern auch durch die Art, wie die Transpiration und die Wasseraufnahme der einzelnen Arten auf die Außenfaktoren reagieren. Zudem wurzeln die Pflanzen in verschiedenen Bodenhorizonten; während flachwurzelnde Pflanzen nach einem geringen Regen schon Wasser in dem Wurzelhorizont vorfinden und die Wasserdefizite abdecken können, ist das Wasser noch nicht bis zu den tieferen Wurzelsystemen vorgedrungen, so daß es ohne Wirkung auf die Höhe des osmotischen Wertes dieser Pflanzen bleibt. Umgekehrt werden beim Austrocknen flachwurzelnde Pflanzen früher Wassermangel leiden als tiefwurzelnde. Dieselbe Witterung kann je nach dem Wassergehalt des Bodens eine verschiedene Wirkung ausüben. Ein trüber Tag während der Trockenzeit ohne Niederschlag wird zwar die Tagesschwankung herabsetzen, aber häufig, wenn die Pflanze nicht genügend Wasser aufnehmen kann, nur ein geringes Absinken des Morgenwertes bedingen. Wir dürfen deshalb auch keine engen Beziehungen zwischen der Höhe des osmotischen Wertes und der Größe der Tagesschwankung erwarten.

Einige Beispiele sollen hier noch den Zeitpunkt des Tagesmaximums oder die Größe der Tagesschwankungen in Abhängigkeit von den Außenbedingungen zeigen:

Tabelle 51.

Solanum elaeagnifolium (Arizona).

Tageszeit	7^{00}	12^{00}	15^{30}	Tagesschwankung
Osmotischer Wert	16,6	18,4	20,3	3,7 Atm. = 22%

Tabelle 52.

Encelia farinosa (Arizona).

	25. X.	26. X.			Tagesschwankung
	17^{00}	9^{00}	12^{30}	15^{00}	
I Strauch feucht stehend.....	22,4	21,3	**24,2**	22,5	2,9 Atm. = 13,5%
II Strauch am SW-Hang	26,0	24,4	**28,8**	26,9	4,4 „ = 18 %
III Strauch auf Bergrücken ...	26,7	25,5	29,9	**30,1**	4,6 „ = 18 %

Tabelle 53.

Covillea glutinosa (Arizona).

	30. X.		31. X.	Tagesschwankung
	11^{00}	15^{00}	7^{30}	
I Strauch künstlich bewässert	28,2	31,5	29,0	3,3 Atm. = 11,7%
II Strauch an günstigem Standort ..	31,2	32,6	29,3	3,3 „ = 11,3%
III Strauch, trockener	33,2	35,3	31,6	3,7 „ = 11,7%

Betrachten wir diese drei Tabellen, so sehen wir bei *Solanum elaeagnifolium* ein spätes Maximum am Nachmittag, wie es für beginnenden Wassermangel typisch ist. Bei *Encelia farinosa* dagegen zeigen die beiden in bezug auf die Wasserversorgung günstig gestellten Sträucher ein frühes Maximum um die Mittagszeit. Beim dritten Strauch, bei dem die ungünstigen Wasserverhältnisse schon aus dem relativ hohen osmotischen Werte hervorgehen, ist ein spätes Maximum zu verzeichnen. Zugleich ist es bei diesem Strauch fraglich, ob er um 17^{00} am 26. Okt. den Wert von 17^{00} am 25. Okt. erreicht oder ob sich hier nicht schon eine immer

später eintretende Erholung bemerkbar macht, die dann zur Verringerung der Tagesschwankungen und Erhöhung der Morgenwerte führt. Bei *Covillea* verhalten sich alle Sträucher sehr gleich, interessant ist nur, daß bei Strauch I das Minimum erst um 11⁰⁰ eintritt. Es zeigte sich, daß dieser Strauch bis etwa 10⁰⁰ im Schatten blieb, während die anderen schon von der um 7⁰⁰ aufgehenden Sonne getroffen wurden.

Weicht die Besonnungszeit der einzelnen Pflanzen von den normalen Verhältnissen ab, so kann der Gang der Tageskurve des osmotischen Wertes vollkommen verändert werden. Stets setzt der Anstieg erst mit beginnender Besonnung ein. Verschwindet die Sonne, dann beginnt meistens auch sofort der Abfall. Als Beispiel führen wir hier die Tageskurven für zwei verschiedene Standorte von *Pinus nigra* und *Robinia pseudacacia* an (s. Abb. 19 und 20).

Für die Abhängigkeit der Größe der Tagesschwankungen von den Standortsverhältnissen sind eine Reihe Beispiele gegeben worden. Es verbleibt uns noch die Besprechung der Tagesschwankungen von Blättern verschiedener Teile derselben Pflanze (vgl. Tab. 54—56).

Abb. 19. Tagesschwankungen des osmotischen Wertes bei *Pinus nigra* (Tihany, Ungarn). Die Ostseite der Baumgruppe ist nachmittags im Schatten. Das Maximum des osmotischen Wertes tritt um die Mittagszeit ein. Die Westseite erhält nur zwischen 14⁰⁰ und 16⁰⁰ vollen Sonnenschein. In Übereinstimmung damit zeigt der osmotische Wert am Vormittag keinen Anstieg.

Abb. 20. Tagesschwankungen des osmotischen Wertes bei *Robinia pseudacacia* (Tihany Ungarn). *A* bei einem Strauch an einem sonnigen Standort, *B* bei einem im Schatten wachsenden gleichgroßen Strauch. Das Maximum wird in beiden Fällen um dieselbe Zeit erreicht, jedoch sind die Ausschläge im Schatten geringer und die osmotischen Werte niedriger.

Tabelle 54.
Helianthus annuus. (Heidelberg.)

Insertionshöhe	Blätter des Hauptsprosses		Blätter von Seitensprossen	
	Blattlänge	Tagesschwankung	Blattlänge	Tagesschwankung
3 m	25 cm	1,1 Atm. = 8,3%	12 cm	1,3 Atm. = 10,7%
2 m	25 cm	2,1 „ = 15,3%	—	— —
1 m	18 cm	0,6 „ = 4,6%	10 cm	1,5 „ = 12,5%

Die Blätter des Hauptsprosses zeigen also die größten Schwankungen bei mittlerer Insertionshöhe.

Tabelle 55.

Fouquieria splendens (Arizona).

	Tagesschwankung
Strauch mit jungen Blättern, unlängst ausgetrieben	2,3 Atm. = 16%
Strauch vor längerer Zeit ausgetrieben. Blätter der oberen Stengelhälfte	3,2 „ = 18%
Strauch vor längerer Zeit ausgetrieben. Blätter der unteren „	3,1 „ = 20%

Diese Bestimmungen wurden am 21. März an frischen nach dem Winterregen ausgetriebenen Blättern ausgeführt und ergaben starke Tagesschwankungen. Die absoluten Werte schwankten bei den Blättern der oberen Stengelhälfte zwischen 17,7 und 20,9 Atm., der unteren Stengelhälfte zwischen 15,8 und 18,9 Atm.[1]).

Entsprechende Versuche am 19. Okt., als seit 24. Sept. kein Regen mehr gefallen war, fielen negativ aus, die empfindlichen Blätter dieser Pflanze funktionierten wohl nicht mehr normal:

Tabelle 56.

Osmotische Werte um	9^{30}	17^{00}
Blätter von der oberen Hälfte des Stengels .	17,6	17,2
Blätter von der unteren Häfte des Stengels .	14,5	14,6

Als letztes Beispiel seien die Tagesschwankungen von Blättern aus verschiedenen Teilen einer Baumkrone angeführt:

Tabelle 57.

Acer negundo (Nebraska) am 8. Juni 1930.

Osmotischer Wert	9^{30}	16^{30}	Tagesschwankung
Kümmerblätter in tiefstem Schatten ..	10,72	11,06	0,36 Atm. = 3,2%
Größte Halbschattenblätter..........	12,16	12,57	0,41 „ = 3,4%
Kleine Sonnenblätter, S-Exposition ...	13,48	14,22	0,74 „ = 5,5%

Merkwürdig ist hier, daß auch die Blätter im tiefsten Schatten noch Tagesschwankungen aufweisen, die relativ zu denen der Sonnenblätter sogar ziemlich beträchtlich sind. Wir können uns wohl diese Tatsache dadurch erklären, daß das ganze Wasserleitungssystem in einem Baume eine Einheit bildet. Die durch die Transpiration der Sonnenblätter am Tage hervorgerufene Erhöhung der Kohäsionsspannung muß sich deshalb auch bei den Schattenblättern bemerkbar machen und deren Wasserversorgung erschweren.

Daß alle Wasserleitungsbahnen in einem Baum miteinander in Verbindung stehen, so daß die Erhöhung der Kohäsionsspannung in einem Teil auch gleich eine Rückwirkung in jedem anderen Teil nach sich ruft, geht schon aus den vielen Messungen der periodischen Dickenänderungen der Baumstämme von Mac Dougal (1924) hervor. Ein besonders schönes Beispiel bilden aber die Messungen der Dickenänderung von Zitronenfrüchten durch Bartholomew in Riverside, Kalifornien. Die am Baum reifenden Zitronenfrüchte bilden für die Blätter gewissermaßen ein Wasserreservoir.

1) Schratz fand Tagesschwankungen der Saugkraft zwischen 11,1 und 16 Atm., schon ziemlich gegen das Ende der Vegetationszeit zu, als die Blätter nicht mehr turgeszent waren.

Abgeschnittene Zweige ohne Früchte welken sehr rasch, Zweige mit daran hängenden Früchten bleiben dagegen lange frisch. Von Zweigen abgetrennte Früchte verlieren in einem trockenen Raum nur sehr langsam Wasser, und zeigen keine merkbaren Dickenveränderungen. Läßt man sie dagegen in Verbindung mit einem abgeschnittenen Zweig, der Blätter trägt, so zeigen die Früchte größere, mit Volumenverminderung verknüpfte Wasserabgabe. Die Volumverminderung ist zugleich mit einem Anstieg des osmotischen Wertes verbunden. So stieg in einem Versuch der osmotische Wert von isolierten Früchten nur um 0,34 Atm., während bei Früchten an Zweigen unter denselben Bedingungen ein Anstieg von 1,49 Atm. festzustellen war[1]).

Untersucht man nun die Dickenveränderungen der Zitronenfrüchte am Baum unter natürlichen Bedingungen, so sieht man, daß periodische Schwankungen auftreten, die in deutlicher Beziehung zu der Wasserversorgung des Baumes stehen. Die Aufzeichnungen auf Abb. 21 beginnen

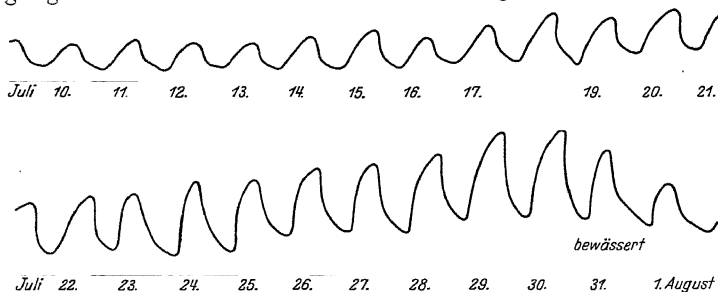



Abb. 21. Tagesschwankungen der Dicke einer am Baume befindlichen Zitronenfrucht (nach Bartholomew). Das Ansteigen der Kurve bedeutet Schrumpfung, das Abfallen Ausdehnung. Die Dickenänderungen im Laufe des Tages betragen anfangs (9 Tage nach der letzten Bewässerung) 0,96 mm und steigen mit zunehmender Austrocknung des Bodens bis auf 2,96 mm an. Nach erneuter Bewässerung nimmt der Durchmesser der Frucht erheblich zu.

9 Tage nach der letzten Bewässerung des Gartens. Die Tagesschwankungen sind deutlich. Ein Maximum der Dicke tritt um 6^{00} und ein Minimum um 16^{00} auf. Mit zunehmender Austrocknung des Bodens werden die Schwankungen immer intensiver und die Schrumpfung am Vormittag geht rascher vor sich. Das Minimum der Dicke verspätet sich immer mehr und tritt schließlich erst um 18^{00} ein. Wird dem Baum Wasser gegeben, so ändert sich die Kurve schon in den nächsten Tagen, und die Schwankungen werden rasch geringer.

Vorübergehende Bewölkung (Abb. 22) macht sich in der Kurve deutlich bemerkbar. Besonders interessant ist aber der Versuch mit einseitigem Besprühen der Baumkrone. Gemessen wurden die Dickenänderungen von zwei Früchten; die eine befand sich auf der Ostseite der Krone, die andere auf der Westseite. Bei starkem Westwind wurde nur die Ost-

1) Bei Wassermangel entziehen junge Blattanlagen den alten Blättern das Wasser, dagegen sind junge Infloreszenzen gegen Wasserentzug durch Blätter nicht geschützt. Während der Hitzewelle im Sommer 1930 konnte man im Präriengebiet von Nebraska beobachten, daß die Infloreszenzen von Mais zu allererst vertrockneten, wodurch große Ertragsminderungen entstanden. Dasselbe erwähnt Tumanow (1930) bei seinen Welkungsversuchen für *Sorghum*.

hälfte der Baumkrone von 14^{05}—15^{15} besprüht. Die Westseite blieb unter unveränderten Transpirationsbedingungen. Trotzdem tritt sofort nach dem Besprühen bei beiden Kurven eine deutliche Änderung im Kurvenverlauf ein (Abb. 23). Die Herabsetzung der Transpiration der Blätter auf der Ostseite führt auch zu einer Herabsetzung der Kohäsionsspannung im Wasserleitungssystem der Westseite der Krone, und die Kontraktion der Frucht erleidet auch hier eine zeitweilige Unterbrechung.

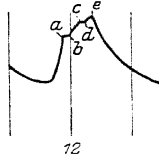



Abb. 22. Tageskurve der Dickenänderung einer am Baume befindlichen Zitronenfrucht bei wechselnder Witterung (nach (Bartholomew) Das Ansteigen der Kurve bedeutet Schrumpfung. Während der Zeit zwischen *a* und *b*, sowie *c* bis *d* leichte Regenschauer, dazwischen (*b*—*c* und *d*—*e*) Sonnenschein.

Abb. 23. Tageskurven der Dickenänderung von zwei Zitronenfrüchten eines Baumes: *A* auf der Westseite der Baumkrone, *B* auf der Ostseite (nach Bartholomew). Die Ostseite des Baumes wird am Nachmittage 1 Std. 10 Min. lang besprüht. Die Frucht *B* zeigt sofort eine Ausdehnung, aber auch bei der Frucht *A* wird gleichzeitig die Schrumpfung eine Zeitlang aufgehalten.

Wir haben diese Kurven hier angeführt, weil die Schwankungen des osmotischen Wertes mit diesen Dickenänderungen parallel gehen dürften, und wir für den osmotischen Wert keine fortlaufenden, selbstregistrierten Kurven erhalten können. Ähnliche Kurven der Dickenänderungen lassen sich auch bei Walnußfrüchten, Kartoffelknollen, Kürbissen usw. feststellen (vgl. Mac Dougal 1924).

Einen tieferen Einblick in die Wasserverhältnisse von Sonnenpflanzen an klaren Tagen gestatten uns die interessanten Untersuchungen von Pisek und Cartellieri. An verschiedenen Pflanzenarten wurden mehrmals im Laufe des Sommers zweimal täglich gleichzeitig die osmotischen Werte, der Wassergehalt der Blätter, die Saugkraft, die Transpirationsintensität und der Spaltöffnungszustand gemessen. Wir können hier nicht im einzelnen auf die Beziehungen dieser Werte zueinander eingehen und greifen nur die uns hier am meisten interessierenden osmotischen Werte und den Wassergehalt der Blätter heraus.

Zunächst zeigt es sich, daß die Tageskurven des osmotischen Wertes im allgemeinen reziprok denjenigen des Wassergehaltes verlaufen, d. h. der weitaus größte Teil der Tagesschwankungen des osmotischen Wertes beruht auf Änderungen im Wassergehalt der Blätter. Das Produkt aus dem osmotischen Wert und dem Wassergehalt der Blätter ist deshalb eine mehr oder weniger konstante Größe. Pisek und Cartellieri geben z. B. folgende Werte für das Produkt am 6. Juni 1930 an:

Potentilla caulescens	28—32	*Buphthalmum salicifolium*	48—50
Rhamnus pumila	41—42,5	*Vincetoxicum officinale*	49—52,5
Oxytropis pilosa	42—45	*Coronilla varia*	55—58
Laserpitium siler	45—49	*Leontodon incanus*	59—62

Die relativ sehr geringen Schwankungen der Produkte sind auf Änderung der grenzplasmolytischen Werte zurückzuführen.

Außer dem Morgen- und Nachmittagswert haben Pisek und Cartellieri auch jedesmal den osmotischen Wert bei voller Wasser-

sättigung bestimmt, wodurch eine noch bessere Auswertung der Ergebnisse ermöglicht wird. Denn die drei Werte geben uns ein anschauliches Bild von den Wasserverhältnissen der Pflanze.

Auf Abb. 24 sind die Werte für *Coronilla varia* und *Vincetoxicum officinale* an 6 verschiedenen Tagen im Laufe des Sommers graphisch dargestellt, wobei bis zum 27. Juni sehr trockenes, dann im Juli wechselndes, im August feuchtes und im September wieder trockenes Wetter herrschte.

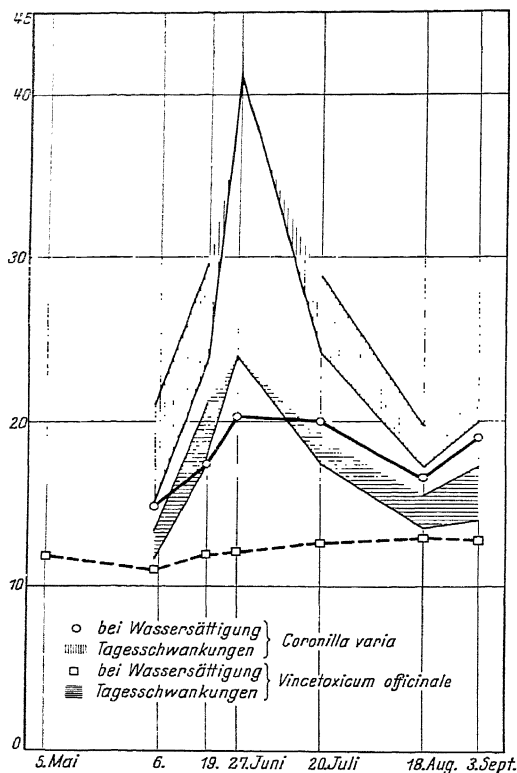



Abb. 24. Osmotische Werte bei Wassersättigung und Tagesmaximum sowie -minimum des osmotischen Wertes bei *Coronilla varia* und *Vincetoxicum officinale* an verschiedenen Tagen nach Angaben von Pisek und Cartellieri (Innsbruck). Nähere Erklärung im Text.

Betrachten wir die Werte bei Wassersättigung (sie können grenzplasmolytische gut ersetzen), so zeigte es sich, daß sie bei *Vincetoxicum* im Laufe des Sommers fast keine Änderung erfahren, bei *Coronilla* dagegen während der Trockenzeit ansteigen und dann wieder abfallen. Bei anderen Pflanzen ist dieser Abfall nicht so ausgesprochen. Die Differenz zwischen dem Wassersättigungswert und dem Morgenwert gibt uns das im Laufe der Nacht nicht gedeckte Wasserdefizit an. Wir sehen, daß zu Beginn der Trockenzeit und im Herbst solch ein Defizit fast ganz fehlt, die Pflanzen sind also morgens wassergesättigt. Im Laufe der Trockenzeit nimmt das Defizit zu und erlangt am 27. Juni ganz enorme Werte. Tagesschwankungen sind stets vorhanden. Leider fehlt der Nachmittagswert gerade am 27. Juni, da die Witterung umschlug. Wir könnten erwarten, daß bei den großen Wasserdefiziten schon in den Morgenstunden am Ende der Trockenzeit infolge von starker Transpirationseinschränkung die Tagesschwankung nur gering gewesen wäre. Die Transpirationsmessungen hatten ergeben, daß bereits am 19. Juni eine viel frühere Transpirationseinschränkung eintrat als am 6. Juni. Bei *Vincetoxicum* machte sie sich schon um 8^{00} bemerkbar. Der Transpirationseinschränkung parallel ging ein Schließen der Spaltöffnungen.

Untersuchungen über die Tagesschwankungen der grenzplasmolytischen Konzentration sind von Ursprung und Blum (1916) ausgeführt worden. Ihre Ergebnisse stehen mit den hier angeführten in einem gewissen Widerspruch. Die von Ursprung und Blum gefundenen Tagesschwankungen sind sehr groß, selbst bei Pflanzenarten, bei denen man überhaupt keine erwarten sollte. So beträgt die Amplitude bei *Sedum acre* z. B. etwa 1,6 Atm. = 17%, bei *Helleborus foetidus* am 3.—4. Febr. 2,8 Atm. = 15% und im März sogar 3,3 Atm. = 18%, bei *Fagus silvatica* 2,0 Atm. = 11% und bei *Urtica dioica* 1,7 Atm. = 8,5%. Namentlich die Schwankung bei *Sedum* erscheint unwahrscheinlich; denn wir sollten erwarten, daß kryoskopische Bestimmungen viel größere Tagesschwankungen aufweisen als grenzplasmolytische, bei denen Wasserdefizite nicht zum Ausdruck kommen. Trotzdem ist es Verfasser und auch Volk nicht gelungen, Tagesschwankungen bei *Sedum* sicher nachzuweisen. Besonders auffallend ist es auch, daß die grenzplasmolytischen Schwankungen nach Ursprung und Blum durch die ganze Pflanze hindurch bis zu den Wurzeln in unvermindertem Ausmaße sich bemerkbar machen sollen. Man muß größere Schwankungen in den Blättern erwarten, was nach den Befunden von Henrici auch tatsächlich der Fall ist. Man darf aber nicht vergessen, daß Ursprung und Blum mit reinen KNO_3-Lösungen arbeiteten. Mit Recht weist Blagowestschenski darauf hin, daß bei diesem Verfahren es absolut nicht sicher ist, ob man Veränderungen des osmotischen Wertes oder der Permeabilität mißt. Es scheint uns deshalb, daß die von Ursprung und Blum gemessenen Tagesschwankungen mehr auf die durch Licht und Temperatur bedingten periodischen Permeabilitätsänderungen zurückzuführen sind und nicht den tatsächlichen Konzentrationsänderungen in der Zelle entsprechen[1]).

4. Die Hydratur der Pflanzen als Indikator der Wasserverhältnisse am Standort.

Seitdem Fitting (1911) in seiner Wüstenarbeit darauf hingewiesen hat, daß die Pflanzen an trockenen Standorten höhere osmotische Werte besitzen als an feuchten, sind eine große Anzahl von ähnlichen Untersuchungen mit der grenzplasmolytischen Methode ausgeführt worden, zuletzt noch von Iljin (1929). In den meisten Fällen wurden die Ergebnisse dieser Bestimmungen im teleologischen Sinne gedeutet. Die Erhöhung des osmotischen Wertes sollte eine nützliche Anpassung sein, und den Pflanzen die Möglichkeit geben, größere Wassermengen aus dem Boden aufzunehmen oder die im Boden vorhandenen Saugkräfte besser auszunützen. Wir kommen weiter unten auf diese Deutung zurück.

Während bei diesen Untersuchungen fast immer gleiche Gewebezellen derselben Pflanzenart von verschiedenen Standorten verglichen wurden, schlug im Anschluß an die Untersuchungen von Drabble und Lake (1907) die amerikanische Schule unter Führung von Harris einen anderen Weg ein. Zur Anwendung kam meist die kryoskopische Methode, verglichen wurden an den verschiedenen Standorten aber nicht die Werte von gleichen Pflanzenarten, sondern man ging rein

1) In einer soeben erschienenen Arbeit T. Jimbo, On the daily fluctuation of the osmotic value in plants (Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ., 4. Ser., 6, 285, 1931) wurden Rohrzuckerlösungen benutzt. Tagesschwankungen des grenzplasmolytischen Wertes bei Epidermiszellen konnten hierbei bei vielen Pflanzen nicht festgestellt werden oder sie waren relativ sehr gering.

statistisch vor, und untersuchte an jedem Standort möglichst zahlreiche, aber willkürlich ausgewählte Pflanzenarten und berechnete den mittleren osmotischen Wert aller Pflanzenarten am Standort. Diese Methode ist außerordentlich anfechtbar und die Mittelwerte besagen eigentlich nichts. Es ist z. B. bezeichnend, daß Harris und Lawrence bei ihren Untersuchungen in der Arizonawüste alle Kakteen wegließen. Hätten sie diese mit berücksichtigt, so wäre durch die niederen osmotischen Werte der Kakteen der Mittelwert gerade für die trockensten Standorte so stark gedrückt worden, daß von der aufgestellten Gesetzmäßigkeit der Erhöhung der Mittelwerte mit zunehmender Trockenheit der Standorte nichts mehr übrig geblieben wäre.

Ebenso wie der Meteorologe bei vergleichenden Messungen stets dieselben Instrumente benutzt, so muß auch der Ökologe, wenn er die Außenbedingungen an zwei verschiedenen Standorten vergleichen will, stets gleiche Pflanzenarten untersuchen. Die Benutzung der Pflanzen selbst als registrierende Meßinstrumente hat für den Ökologen noch den besonderen Vorteil, daß die Außenbedingungen gleich in ihrer Wirkung auf die Pflanzen selbst gemessen werden. Dieser Gedanke liegt ja auch der von Clements und Goldsmith ausgearbeiteten Phytometermethode zugrunde. Während aber die Phytometer von Clements nur die atmosphärischen Bedingungen registrieren, tun es die Pflanzen an ihrem natürlichen Standort für die Gesamtheit aller Bedingungen. Wir wissen heute, daß die Zusammensetzung der natürlichen Pflanzendecke der beste Ausdruck für die klimatischen Bedingungen am Standort ist, ein besserer Ausdruck, als noch so ausführliche meteorologische Tabellen. Raunkiærs „biologische Spektren" können als Charakteristikum der ungünstigen Jahreszeit am betreffenden Orte dienen, während phänologische Erscheinungen die Temperaturverhältnisse widerspiegeln. Wollen wir aber von den Pflanzen eine zahlenmäßige Auskunft über die allgemeinen Wasserverhältnisse des Standortes im Boden und in der Luft gleichzeitig haben, so können wir für diesen Zweck die Höhe der osmotischen Werte heranziehen. Selbstverständlich wird jede Pflanzenart die Verhältnise etwas anders registrieren; denn häufig befinden sich ja die Pflanzen am selben Standort gar nicht unter denselben Bedingungen (verschiedene Wurzeltiefe, verschiedene Sproßhöhe usw.). Außerdem hängt die Wirkung der Außenfaktoren auch stark von der „spezifischen Struktur" der Pflanzen ab. Aber gerade daraus ergibt sich erneut die Forderung, nur gleiche Arten miteinander zu vergleichen. Berücksichtigt man diese Forderung, so zeigt die Reaktionsfähigkeit des osmotischen Wertes eine Empfindlichkeit, die alle Erwartungen übertrifft.

Wir führen hier einige diesbezügliche Beispiele nach Volk an:

Auf S. 46 hatten wir schon erwähnt, daß die osmotischen Werte von Sandpflanzen bei Parallelproben von verschiedenen Stellen eines einheitlichen Standortes keine nennenswerten Abweichungen zeigen (vgl. Tab. 38). Entnimmt man dagegen die Proben einmal am Fuße der Düne und ein anderes Mal vom Kamme der Düne, so liegen die ersten Werte niedriger als die letzten:

Tabelle 58.

	Am Fuße der Düne		Am Kamm der Düne	
	I	II	I	II
Alyssum arenarium	13,0	13,1	13,8	13,8
Koeleria glauca	14,0	14,5	16,6	16,4

Wir sind berechtigt, daraus zu schließen, daß die Wasserverhältnisse am Fuße der Düne für die Pflanzen günstiger sind.

Der osmotische Wert vermag uns dabei selbst dort noch Unterschiede aufzuzeigen, wo der bloße Augenschein zur Feststellung nicht mehr genügt. Verglichen wurden zwei etwa 200 m weit entfernte Standorte im Dünengebiet bei Heidelberg, die keine auffallenden Unterschiede in der Vegetationsentwicklung und in der Zusammensetzung der Pflanzendecke aufwiesen. Es zeigte sich dabei, daß die Pflanzen des einen Standortes (Exerzierplatz) stets niedere osmotische Werte aufwiesen, als gleichzeitig entnommene Proben vom anderen Standort (Feldherrnhügel). Nachträgliche Wassergehaltsbestimmungen des Bodens ergaben auch bei dem ersten Standort einen höheren Wassergehalt.

Tabelle 59.

	Thymus angustifolius	*Koeleria glauca*	*Bromus tectorum*		*Euphorbia Gerardiana*	Wassergehalt des Bodens
	16. III.	11. III.	22. III.	6. IV.	29. V.	26. VIII.
Exerzierplatz	19,7	14,2	16,6	12,1	11,5	2,3%
Feldherrnhügel ...	20,4	16,7	17,7	13,0	13,4	1,4%

Noch deutlicher geht dasselbe hervor beim Vergleich eines Sandstandortes mit einem Acker, dessen Boden einen höheren Wassergehalt aufwies:

Tabelle 60.

	Veronica hederifolia		*Holosteum umbellatum*		Wassergehalt des Bodens
	4. V.	6. V.	4. V.	6. V.	6. V.
Exerzierplatz	13,1	14,2	10,6	10,2	5,2%
Acker	11,3	11,3	9,7	8,0	6,4%

Häufig kommen die verschiedenen Wasserverhältnisse schon in der Wuchsform der Pflanzen zum Ausdruck. An trockenen Standorten finden wir oft Zwergexemplare. Diese besitzen dann stets einen höheren osmotischen Wert.

Tabelle 61.

	Cerastium semidecandrum	*Saxifraga tridactylites*	*Helichrysum arenarium*	*Alyssum arenarium*	*Koeleria glauca*
Normale Pflanze	11,1	5,7	10,8	13,5	14,0
Zwergexemplare .	13,0	6,9	11,5	14,3	17,0

In den angeführten Beispielen zeigte der osmotische Wert Unterschiede im Wassergehalt des Bodens an, während die Verdunstungskraft der Atmosphäre mehr oder weniger gleich war. Sind die Bodenverhältnisse gleich, aber die Sprosse verschiedenen Außenbedingungen ausgesetzt, so gibt der osmotische Wert auch diese Unterschiede wieder. Am deutlichsten kommt das bei verschieden exponierten Blättern desselben Baumes bei Sonnen- und Schattenblättern zum Ausdruck. Wir führen hier nur einige Beispiele von verschiedenen Baumtypen an (vgl. auch *Acer negundo* Tab. 57, S. 57):

Tabelle 62.

a) Sommergrüne Baumarten.

	Quercus macrocarpa	*Fagus silvatica*	*Ulmus americana*	*Acer negundo*	*Vitis vulpina*
Sonnenblätter	25,7	16,3	14,1	12,9	9,9
Schattenblätter ...	16,6	11,3	11,3	10,9	6,8
Kümmerblätter ...	—	—	10,6	10,1	—

b) Immergrüne Baumarten.

	Quercus ilex[1])		*Pistacia lentiscus*	*Viburnum tinus*
	April	Juni		
Sonnenblätter	26,8	20,9	28,2	25,3
Schattenblätter	24,6	18,2	22,7	20,2

c) Nadelbäume.

	Picea excelsa	*Pinus nigra*
Sonnennadeln	18,8—20,4	16,2—17,3
Schattennadeln....	18,1—18,7	15,9—16,2

Bei Koniferen machen sich die Verhältnisse viel weniger bemerkbar, was auch morphologisch mit der geringen Veränderlichkeit der Nadeln in Übereinstimmung steht. Sind aber morphologische Unterschiede zu erkennen, so zeigen auch die Schattennadeln stets einen geringeren osmotischen Wert.

Die Unterschiede des osmotischen Wertes bei verschieden exponierten Blättern bleiben das ganze Jahr hindurch erhalten, was z. B. aus der

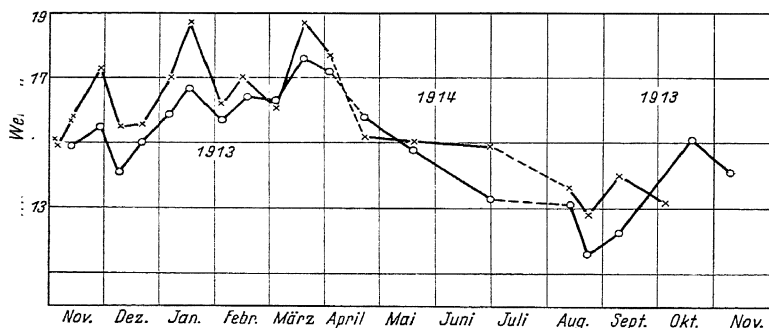



Abb. 25. Jahreskurven der osmotischen Werte von süd- und nordexponierten Blättern des Efeus *(Hedera helix)* nach Bestimmungen von Dixon und Atkins aus den Jahren 1913 und 1914 bei Dublin (Irland). o——o——o Nordexposition, ×——×——× Südexposition.

Kurve für *Hedera helix* zu ersehen ist (vgl. Abb. 25). Besonders interessant sind auch die Unterschiede bei den verschieden exponierten Sproßseiten von Kakteen (vgl. Teil III, 10).

Die meisten hier angeführten Beispiele sind immer nur einmalige Bestimmungen. Einen richtigen Begriff von den verschiedenen Standorten erhält man aber erst, wenn man die betreffenden Pflanzen längere Zeit

1) Vgl. auch Abb. 32.

hindurch vergleicht. Eine solche Untersuchung wurde bei Tucson in Arizona an fünf verschiedenen Standorten von *Covillea glutinosa*[1]) durchgeführt. Die Resultate sind auf Abb. 27 wiedergegeben. Die Witterungsverhältnisse waren im Herbst 1929 für diese Untersuchung besonders günstig. Die Sommerregenperiode hatte am 24. Sept. mit einem Regen von 75 mm ihr Ende gefunden. Der nächste Regen fiel erst am 31. Dez. Ausgesucht wurden fünf Sträucher: I. wurde bis Mitte November regelmäßig bewässert, II. stand unweit davon, bekam aber kein direktes Wasser zugeführt, III. wuchs auf dem Berge beim Desert Laboratory zwischen Basaltblöcken, bei deren Verwitterung ein schwerer toniger Boden entsteht (s. Abb. 26), IV. stand ziemlich trocken am oberen Rande eines leicht geneigten Hanges auf schwach lehmigem Boden und V. stand auf dem kaum geneigten unteren Rande des Hanges, hier Bajada[2]) genannt, mit sandig-kiesigem, rasch austrocknendem Schuttboden.

Abb. 26. Habitusbild eines *Covillea glutinosa*-Strauches beim Desert Laboratory (Tucson, Arizona) zwischen Basaltblöcken. Der Strauch ist relativ sehr üppig entwickelt.

Der Verlauf der osmotischen Kurven spiegelt aufs deutlichste diese Verhältnisse wieder. Gleich nach den reichlichen Sommerregen war der Boden überall mit Wasser gesättigt, und die Sträucher hatten Anfang Oktober wohl alle den gleichen Wert von etwa 30 Atm. Ende Oktober, als die Untersuchung begann, zeigten die fünf Sträucher schon deutliche Unterschiede, die sich mit fortdauernder Trockenheit immer mehr verschärften. Der bewässerte Strauch reagierte auf die Trockenheit überhaupt nicht, und zeigte erst Ende Dezember, nachdem die Bewässerung nicht so regelmäßig erfolgte, einen ganz leichten Anstieg. Deutlicher war dieser bei dem Strauch, der in der Nähe stand, und dessen Wurzeln zum Teil wohl noch etwas Wasser vom Nachbarstrauch aus erhielten. Fast ebenso wie dieser verhielt sich auch der Strauch beim Laboratorium. Er reichte mit seinen Wurzeln tief in die Spalten zwischen den Felsblöcken herein, und konnte aus der Feinerde stets genügend Wasser erhalten. Diese drei Sträucher setzten ihr Wachstum, die Blüte und Fruchtbildung während der ganzen Trockenzeit fort und blieben frisch-grün. Ganz anders verhielten sich Strauch IV. und V. Jedes Wachstum wurde bald eingestellt, die Blätter machten einen etwas geschrumpften und unansehnlichen Eindruck und wurden zum Teil abgeworfen. Am Tage vor dem ersten Regen betrugen die osmotischen Werte in Atmosphären:

1) Die zu den Zygophyllaceen gehörende Pflanze hat viele Synonyme: *Covillea glutinosa* Rydb. = *Covillea tridentata* (DC.) Vail. = *Larrea tridentata* Cov. usw.
2) Sprich Bahada.

I	II	III	IV	V
30,9	35,0	34,2	46,2	55,2

Nach dem ersten Regen am 31. Dez. 1929 (8 mm) sanken die Werte stark ab, und um so steiler, je durchlässiger der Boden am Standort war und je größere Wasserdefizite die Sträucher aufwiesen. Der Steilabfall ist deshalb bei V besonders deutlich, bei IV auf schwach lehmigem Boden schon langsamer und findet bei III überhaupt nicht statt. Hier ist der erste Regen wohl noch gar nicht in die Tiefe bis zu den Wurzeln gelangt. Erst nach weiteren drei Regengüssen beginnt auch hier der Abfall. Anfang

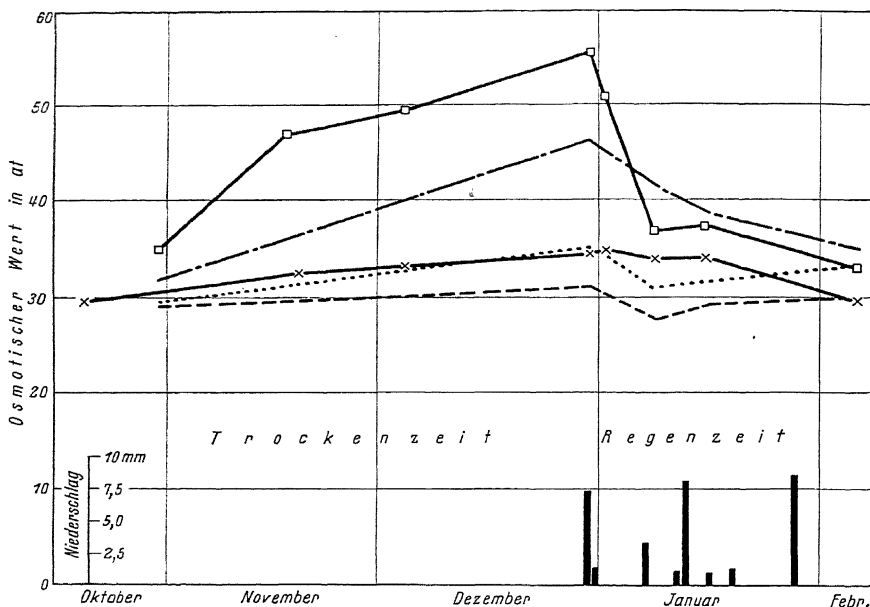



Abb. 27. Kurven des osmotischen Wertes von fünf *Covillea glutinosa*-Sträuchern an verschiedenen Standorten während der Nachsommer-Trockenperiode 1929 bei Tucson, Arizona. - - - - - - Strauch I bewässert, · · · · · · Strauch II in der Nähe des bewässerten, ×——× Strauch III beim Laboratorium (vgl. Abb. 26), —·—·— Strauch IV auf trockenem schwach lehmigen Boden, □——□ Strauch V auf sehr trockenem Schuttboden der Bajada. Unten: Angabe der Niederschläge während der Versuchszeit in Millimetern. Nähere Erläuterung im Text.

Februar sind dann im wesentlichen die Verhältnisse von Ende Oktober wieder hergestellt. Wir sehen daraus, wie deutlich der osmotische Wert die jeweiligen Wasserverhältnisse am Standort wiedergibt.

Interessant war es festzustellen, wie rasch die Pflanzen auf einen starken Regenguß reagieren, d. h. es sollte die Frage beantwortet werden, ob eine völlige Sättigung schon nach einem Tage eintritt oder ob eine längere Zeitspanne dafür notwendig ist. Die Gelegenheit dazu bot sich im Sommer 1930. Die Proben wurden von D. T. Mallery entnommen, ebenso wurden auch von ihm die Wassergehaltsbestimmungen des Bodens ausgeführt. Gemessen wurden die osmotischen Werte am 22. Juli, am 9. Aug. und am 11. Aug. Am 22. Juli waren die Werte der *Covillea*-Sträucher hoch. Zwischen dem 22. Juli und 6. Aug. fielen acht leichte

Regenschauer mit insgesamt nur 17 mm Niederschlägen. Bei den hohen Sommertemperaturen verdunsteten sie, ohne den Boden stark zu befeuchten. Erst am 6.—7. Aug. fiel ein starker Regenguß mit 32 mm Niederschlagshöhe. Die nächsten Proben wurden am 9. Aug., also 2 Tage nach dem Regen entnommen. Die osmotischen Werte waren schon bei allen Sträuchern stark gefallen, aber die Pflanzen noch nicht vollkommen gesättigt, denn in den nächsten 2 Tagen ist noch ein weiterer Abfall der Zellsaftkonzentration festzustellen:

Tabelle 63.

Covillea glutinosa			22. VII.	9. VIII.	11. VIII.
Bajada. Leichter grobkörniger, kiesiger Boden	I	Osmotischer Wert	**36,7**	**32,9**	**30,3**
		Wassergehalt des Bodens	11,75%	19,3%	16,4%
	II	Osmotischer Wert	**42,7**	**31,1**	**29,3**
		Wassergehalt des Bodens	6,31%	12,0%	8,9%
	III	Osmotischer Wert	**42,7**	**30,7**	**27,2**
		Wassergehalt des Bodens	4,8%	8,4%	9,5%
West-Laboratorium, zwischen Basaltblöcken, schwerer Verwitterungsboden		Osmotischer Wert	**36,2**		**24,2**
		Wassergehalt des Bodens	7,8%	23,2%	19,4%

Von allen diesen Sträuchern hatte der letzte die Trockenzeit am besten überdauert, von den drei Sträuchern auf der Bajada war Strauch I im besten Zustande, während Strauch III nur wenige Blätter trug. Man sieht deutlich, daß der Blattreichtum und die Entwicklung der Sträucher im engen Zusammenhang mit der Wasserkapazität des Bodens am Standorte stehen. Je mehr Wasser der Boden nach einem Regen zurückhält, desto besser können sich die Pflanzen entwickeln. Die Sträucher mit größtem Wasserdefizit zeigten nach dem Regen den stärksten Abfall.

Aus der Abb. 28 ist zu sehen, daß die einzelnen Pflanzenarten am selben Standort verschieden auf die Wasserverhältnisse reagieren, was zum Teil sicher auf Unterschiede in der Wurzeltiefe zurückzuführen ist. Zum Vergleich ist die Höhe des osmotischen Wertes vor und nach dem Regen vom 31. Dez. 1929, der die Winterregenperiode einleitete, dargestellt.

Wir erkennen aus den Kurven, daß auf der Bajada *Covillea* viel schärfer auf den Regen reagiert als *Parkinsonia*, bei der die osmotischen Werte zum Schlusse der Trockenzeit auch nur wenig erhöht

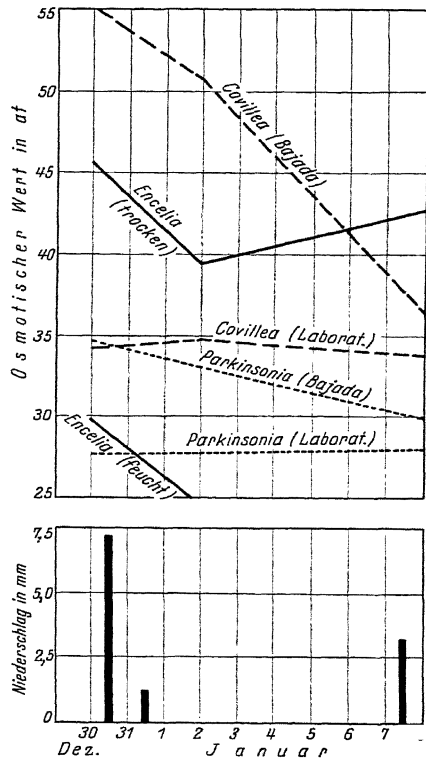



Abb. 28. Einfluß des ersten Regens am 31. Dez. 1929 nach einer hunderttägigen Trockenperiode auf den osmotischen Wert verschiedener Pflanzenarten an verschiedenen Standorten. Nähere Erklärung im Text.

waren. Auf dem Basaltverwitterungsboden beim Laboratorium reagieren die genannten tief wurzelnden Arten überhaupt nicht, wohl aber die flacher wurzelnde *Encelia farinosa*. Bei dieser sinken die Werte gleich nach dem ersten Regen ab, aber die darauf folgenden trockenen Tage genügen schon, um einen erneuten Anstieg hervorzurufen.

Abb. 29. Übersicht über die Woodlawn-Prärie, nach einer Aufnahme von E. Walter am 8. Juni 1930 bei Lincoln, Nebraska. Im Vordergrunde Gräser (*Andropogon furcatus*, daneben *Stipa spartea* und *Koeleria cristata*), sowie *Psoralea floribunda* und *Erigeron ramosus* (blühend). Im Hintergrunde Tälchen mit einigen Bäumen und Sträuchern.

Einige andere Beispiele sollen noch die Bedeutung des osmotischen Wertes für die Beurteilung der Standortsverhältnisse zeigen:

Im Präriengebiet von Nebraska wurde die Frage aufgeworfen, welches von zwei kleinen, noch natürlichen Präriestücken — die Belmont-Prärie oder die Woodlawn-Prärie (Abb. 29) — trockener ist. Auf Grund der Pflanzenlisten ließ sich die Frage nicht entscheiden. Die Antwort darauf geben uns die osmotischen Werte, von denen die vergleichbaren hier zusammengestellt sind, wobei auch noch die Werte der Low-Prärie, eines feuchteren Standortes, mit angeführt seien.

Tabelle 64.

	Vor der Hitzewelle (1930)			Nach der Hitzewelle			Höchstwerte im August
	Belmont	Woodlawn	Low-Prärie	Belmont	Woodlawn	Low-Prärie	
Andropogon furcatus	8,4	—	8,9	12,9	11,9	11,4	14,5
„ *scoparius*	—	—	—	12,8	13,6	—	30,4
„ *nutans*	8,9	—	8,6	11,7	10,2	8,7	—
Stipa spartea	12,1—15,3	11,6—13,5	—	20,2	19,8	—	22,0
Sporobolus heterolepis	—	9,9—11,0	—	17,9	16,7	—	28,1
Spartina mixauschiana	—	—	11,4		15,8	12,2	—
Amorpha canescens	11,0—11,7	10,4	—	18,6	17,9	—	19,9
Psoralea floribunda	9,8—12,4	9,9—11,9	—	22,4	19,8	—	19,9
Baptisia bracteata	—	—	—	15,5	14,8	—	—
Helianthus rigidus	7,3—7,7	8,7—9,1	—	15,1	11,9	—	—
Solidago missouriensis	—	—	—	14,7	12,0	—	14,9
Liatris punctata	—	—	—	14,9	13,2	—	—

Wie aus dieser Tabelle zu ersehen ist, liegen die Werte der Pflanzenarten der Woodlawn-Prärie mit zwei Ausnahmen, die durch lokale Standortsbedingungen wohl zu erklären sind, stets unter den Werten der Belmont-Prärie. Die Unterschiede im Mai—Juni vor der Hitzewelle sind nicht so deutlich, wie Ende Juli nach der Hitzewelle. Zugleich sehen wir, daß die Juliwerte alle höher als die Juniwerte liegen, doch sind die Unter-

schiede nicht so groß, als man es nach der extremen Hitzewelle im Sommer 1930, die außerordentlich großen Schaden unter den Kulturpflanzen anrichtete, erwarten sollte. Das zeigt uns, daß in der natürlichen Prärie die Wasserverhältnisse für die Pflanzen sehr günstig sind. Erst die zweite Hitzewelle Anfang August brachte deutliche Anstiege des osmotischen Wertes mit sich, aber auch hier nur bei den flachwurzelnden, nicht dürreresistenten Gräsern (Angaben über die Wirkung der Hitzewelle auf die Vegetation findet man bei Weaver und Himmel).

In der ökologischen Literatur ist schon häufig die Frage aufgeworfen worden, ob wir die alpinen Standorte als trockene Standorte zu betrachten haben oder nicht. Der so auffallende niedrige Wuchs der alpinen Arten

Abb. 30. Blick vom Garden of the Gods auf den Pikes Peak (4303 m). Zu unterst Prärie, dann schmale Zone von sommergrünem Gebüsch, darüber Nadelwald. Nur die obersten 500—700 m werden von der alpinen Stufe eingenommen (im Sommer schneefrei). Ungefähr in der Höhe des dunklen Bergrückens liegt das Alpine Laboratory der Carnegie Institution of Washington.

wird häufig als xeromorphes Merkmal gedeutet, indem man ihn mit dem Zwergwuchs von Kümmerpflanzen an trockenen Standorten in Zusammenhang bringt.

Wenn die alpine Region den Pflanzen ungünstige Wasserverhältnisse bietet, so ist zu erwarten, daß der osmotische Wert der alpinen Pflanzen relativ hoch sein wird, und daß vor allen Dingen beim Vergleich von Pflanzen einer Art sich ein Ansteigen des osmotischen Wertes mit zunehmender Höhe bemerkbar machen muß.

Für solche vergleichende Messungen bot sich eine sehr günstige Gelegenheit im Alpine Laboratory am Pikes Peak, Colorado. Der Ostabfall der Rocky Mountains ist hier außerordentlich steil. Von der in 2000 m Höhe gelegenen oberen Grenze der Prärie steigt das Gebirge ganz plötzlich bis 4300 m an. Wir haben bei einer Entfernung, die in der Luftlinie kaum 9 km beträgt, einen Höhenunterschied von 2300 m (Abb. 30). Das

Nadelwaldgebiet nimmt die Höhenstufen zwischen 2100 m und 3600 m ein, darüber erstreckt sich die alpine Region. Den Gipfel des Pikes Peak erreichen nur relativ wenige Blütenpflanzen. Verglichen mit den Alpen ist das Hochgebirge hier extrem trocken und im Winter schneearm. Der Frühsommer 1930 war außerdem selbst für dieses Gebiet ein abnorm trockener, so daß alle Bedingungen dazu angetan waren, um die fragliche Trockenheit des alpinen Klimas in besonders starkem Maße zum Ausdruck zu bringen.

Zunächst zeigt eine Übersicht über die osmotischen Werte der Alpenpflanzen, daß alle Werte außerordentlich niedrig sind, was schon von vornherein gegen die Trockenheit alpiner Standorte spricht[1]). Wir ordnen die Pflanzen der Übersichtlichkeit halber in Gruppen an, wie sie sich aus dem morphologischen Aussehen ergeben, und führen nur die niedersten und höchsten Werte an. Die Zahl der Bestimmungen schwankt für die einzelne Art zwischen 1 und 6.

Tabelle 65.

Pflanze	Wert	
Spaliersträucher.		
Salix reticulata	13,6—15,5	Atm.
Dryas octopetala	13,6—13,9	,,
Polsterpflanzen.		
Paronychia pulvinata	13,2—17,1	Atm.
Eritrichium argenteum	11,3	
Arenaria biflora-obtusa	10,2—17,6	
Silene acaulis	7,8—11,2	
Trifolium dasyphyllum	12,4—15,0	
Thlaspi alpestre	10,4	
Grasartige Pflanzen.		
Poa Lettermannii	16,8	Atm.
Elyna Bellardii	16,7—19,1	,,
Carex rupestris	14,3—18,8	,,
Kleine Rosettenpflanzen.		
Androsace chamaejasme	10,1—12,8	Atm.
Saxifraga chrysantha	9,8	,,
Saxifraga nivalis	9,2—10,8	,,

Pflanze	Wert	
Stark behaarte Pflanzen.		
Artemisia scopulorum	11,7—11,9	Atm.
Rydbergia grandiflora	15,8	,,
Antennaria alpina	11,2	,,
Sukkulenten		
Claytonia megarrhiza	4,0— 7,2	Atm
Sedum rhodiola	7,0	,,
Sedum rhodanthum	7,1— 7,9	,,
Primula Parreyi	7,9	,,
Mesomorphe Pflanzen.		
Sieversia turbinata	15,1—18,2	Atm.
Polemonium confertum	11,2—13,1	
Polemonium speciosum	10,4	
Heuchera parvifolia	10,5—12,3	,,
Saxifraga Jamesii	10,6—12,5	,,
Hygromorphe Pflanzen.		
Mertensia alpina	8,1—10,4	Atm.
Oxyria digyna	7,3	,,
Polygonum viviparum	8,9	,,
Polygonum bistorta	7,7—11,4	,,
Caltha leptosepala	11,4—13,9	,,

Alle Bestimmungen fallen in die Zeit zwischen den 9. Juli 1930 und 6. Aug. 1930, wobei die ersten Untersuchungen während des Höhepunktes der Trockenzeit erfolgten, die späteren nach häufigen Regenfällen. Trotzdem erreicht kein Wert 20 Atm. Dabei sind die Pflanzen auffallend zwergförmig und kleinblättrig, namentlich, wenn man sie mit den gleichen alpinen Arten in Europa vergleicht. Diese Erscheinung muß mit der viel bedeutenderen Höhe zusammenhängen. Beginnt doch am Pikes Peak die alpine Region erst dort, wo in den Alpen jegliches Phanerogamenleben aufhört. Aber es fragt sich, welcher Klimafaktor ist für den Pflanzenwuchs ausschlaggebend: sind es die Wasserverhältnisse oder die Temperaturverhältnisse in der bodennahen Luftschicht, oder ist es die intensivere Strahlung, namentlich im ultravioletten Teil des Spektrums?

---

1) Diese Befunde stehen in vollkommener Übereinstimmung mit den bisherigen Ergebnissen der grenzplasmolytischen Messungen an alpinen Pflanzen und werden auch durch die während der Korrektur erschienene Arbeit von Y. Yoshii und T. Jimbo, Untersuchungen über die osmotischen Werte bei Pflanzen auf dem Berg Hakkôda (Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ., 4. Ser., **6**, 259, 1931) bestätigt.

Sehr auffallend ist es, daß in der alpinen Region auf verlassenen Bauten der Murmeltiere, wo der Boden stärker gelockert und wohl auch besser gedüngt ist, die Pflanzen sich alle üppiger entwickeln. Die osmotischen Werte dieser Pflanzen wurden mit denen an normalen Standorten in wenigen Zentimeter Entfernung verglichen:

Tabelle 66.

	Sieversia turbinata		*Polemonium confertum*		*Androsace chamaejasme*	
	Höhe	Osm. Wert	Höhe	Osm. Wert	Rosetten	Osm. Wert
Murmeltierbau	12—15 cm	17,3	14 cm	11,2	gestreckt	11,7
Außerhalb desselben	4— 5 cm	18,2	5 cm	13,1	klein	12,4

Wir sehen also, daß gewisse Beziehungen zwischen osmotischem Wert und der Höhe der Pflanzen bestehen, wenn auch die osmotischen Unterschiede im Vergleich zu den morphologischen ganz auffallend gering sind, so daß wir den üppigen Wuchs der Pflanzen auf dem Murmeltierbau wohl sicher zum Teil auf den größeren Nährstoffgehalt des Bodens zurückzuführen haben.

Eine Verzwergung der Pflanzen tritt auch an exponierten Gipfelstandorten gegenüber mehr geschützten Stellen an den Hängen auf. Für die osmotischen Vergleichswerte wurden folgende Beziehungen gefunden:

Tabelle 67.

	Sieversia turbinata		*Mertensia alpina*		*Saxifraga nivalis*	
	Höhe	Osm. Wert	Höhe	Osm. Wert	Höhe	Osm. Wert
Pikes Peak-Gipfel 4300 m	4 cm	17,9	2 cm	10,4	6 cm	9,5
Windy Point 3700 m	15 cm	15,8	10—13 cm	10,0	18—23 cm	9,2

Also auch hier bestehen noch die Beziehungen, doch werden die Unterschiede der osmotischen Werte noch geringer, was ebenfalls mehr zugunsten eines anderen Faktors spricht. Besonders auffallend war es nun, daß bei zwei Arten, die wir zu den alpinen Sumpfpflanzen rechnen können, plötzlich sogar ein entgegengesetztes Verhalten zu verzeichnen war. Wider alles Erwarten ergaben bei *Caltha leptosepala* und *Polygonum bistorta* die großen, im Wasser stehenden Pflanzen stets die höheren osmotischen Werte; während bei *Mertensia sibirica* kaum Unterschiede festzustellen waren:

Tabelle 68.

	Datum	Im Wasser		Zwischen Geröll	
		Länge der Blätter	Osm. Wert	Länge der Blätter	Osm. Wert
Caltha leptosepala	16. VII.	6 cm	13,7	3—4 cm	11,7
,, ,, ...	31. VII.	6 cm	12,6	3 cm	12,4
Polygonum bistorta	16. VII.	15 cm	11,4	6 cm	9,9
,, ,, ...	31. VII.	15 cm	9,0	10 cm	7,7
Mertensia sibirica..........		9—11 cm (Pflanzen 65 cm)	9,6	5—8 cm (Pflanzen 25 cm)	9,8

Das merkwürdige Verhalten dieser Pflanzenarten, das die bis jetzt einzige vom Verfasser gefundene Ausnahme bildet, ist sehr beachtenswert.

Wie weit es sich nur um eine zeitweilige Umkehr der Beziehungen handelt, ließ sich bei der Kürze der Untersuchungszeit nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls ist es durchaus möglich, daß die Verhältnisse bei Sumpfpflanzen anders liegen. Wir kommen auf diese Frage nochmals zurück (vgl. Teil III, 10).

Alle bisher genannten Tatsachen sprechen durchaus gegen eine erschwerte Wasserversorgung der alpinen Pflanzen. Zwar spielt das Wasser auch in ihrem Leben eine große Rolle; aber es kommt doch dem Wasser durchaus nicht die ausschlaggebende Rolle zu, wie in eigentlichen Trockengebieten. In der Wüste bedeutet das Wasser für die Pflanzen alles, kein anderer Faktor, sofern es sich um nicht versalzten Boden handelt, kann sich mit diesem Faktor messen. Auch in der Artemisia-Halbwüste liegen die Verhältnisse noch ähnlich. Schon im Präriengebiet ist der Kampf um das Wasser lange nicht so scharf ausgeprägt, im Waldgebiet ist er noch mehr abgeschwächt, andere Faktoren überwiegen leicht. Im alpinen Gebiet schließlich ist die Bedeutung des Wassers nur noch mit Mühe zu erkennen. Es ist ja charakteristisch, daß die Bodenentwicklung in der alpinen Region auch für ein perhumides und nicht ein arides Klima spricht (vgl. Braun-Blanquet und Jenny).

Wenn man überhaupt von einer Trockenperiode in der alpinen Region sprechen darf, so ist es keineswegs der Sommer, sondern nur der kalte und langandauernde Winter. Deshalb finden wir auch die xeromorph gebauten Pflanzen nur an exponierten und im Winter schneefreien Standorten, wo sie tatsächlich einer starken Trockenheit ausgesetzt sind. Aus diesem Grunde spielt auch der Schneeschutz im Winter für die alpine Vegetation eine so ausschlaggebende Rolle. Es wird deshalb notwendig sein, die Untersuchungen über den osmotischen Wert der alpinen Pflanzen auch auf die Wintermonate auszudehnen.

Fragen wir uns nun, wie sich die osmotischen Werte beim Vergleich von Pflanzen derselben Art in verschiedenen Höhenlagen verhalten, so können wir darauf keine eindeutige Antwort geben. Wenn wir Pflanzenarten untersuchen, deren Hauptverbreitung unter der Baumgrenze liegt, die aber noch über diese hinaus bis in die alpine Region gehen, so liegt der osmotische Wert bei Pflanzen der alpinen Region fast immer etwas höher als bei Pflanzen tieferer Lagen. Als Beispiel führen wir an:

Tabelle 69.

	Höhenlage	Datum	Osm. Wert	Bemerkungen
Epilobium angustifolium	3800 m (alpin)	16. VII.	10,7 Atm.	Pflanzen 20–25 cm hoch.
„ „	3650 m (Baumgrenze)	16. VII.	11,4 „	„ 20 cm hoch.
		31. VII.	9,9 „	„ 15 cm hoch.
		28. VII.	9,7 „	Sonnigster Standort, Pflanzen klein.
„ „	2500 m (Nadelwald)	7. VII.	8,3 „	Schattig, Pflanze normal.
		28. VII.	7,2 „	Extrem schattig, Pflanze steril.
Campanula rotundifolia	3400 m	31. VII.	13,2 Atm.	Zwischen Krummholz.
„ „	2500 m		11,5 „	Ziemlich sonnig.
Zygadaenus elegans	3650 m	31. VII.	11,0 Atm.	Pflanzen klein, verblüht.
„ „	2750 m	7. VIII.	9,5 „	Pflanzen normal, blühend.

	Höhenlage	Datum	Osm. Wert	Bemerkungen
Cystopteris fragilis	3650 m	31. VII.	10,7 Atm.	In Felsritzen geschützt.
,, ,, ...	2500 m	28. VII.	10,1 ,,	Schattig, am Bach.
Aquilegia coerulea	3500 m	31. VII.	14,2 Atm.	Sonnig, blühend.
,, ,, ...	2750 m	7. VIII.	10,9 ,,	Halbschatten, blühend.
Sedum stenopetalum ...	3750 m	16. VII.	7,0 Atm.	Ganz sonnig, sehr klein.
,, ,, ...	2500 m	3. VIII.	6,0 ,,	Sonniger Hang, normal.
,, ,, ...	2500 m	4. VIII.	4,4 ,,	Sehr schattig, steril.
,, ,, ...	2100 m	24. VI.	6,1 ,,	Trockener Kiefernwald.

Aber man muß dabei berücksichtigen, daß in allen diesen Fällen die Werte nicht streng vergleichbar sind, weil diese Pflanzenarten in höheren Lagen ein viel größeres Lichtbedürfnis zeigen, also weniger Schatten vertragen, oder aber in der alpinen Region überhaupt keine so schattigen Standorte finden. Die erhöhte Zellsaftkonzentration ist also mehr auf die stärkere Sonnenexposition an den alpinen Standorten und nicht auf die zunehmende Trockenheit des alpinen Klimas im allgemeinen zurückzuführen. Es ist sogar wahrscheinlich, daß eine größere Feuchtigkeit des alpinen Klimas es diesen Pflanzen erst ermöglicht, an sonnigeren Standorten zu gedeihen.

Vergleicht man dagegen Moorpflanzen, die in tieferen Höhenlagen der gleichen oder sogar einer stärkeren Besonnung ausgesetzt sind, so zeigen Pflanzen höherer Standorte niedere Werte:

Tabelle 70.

Standort	Datum	*Sweertia palustris*	*Sedum rhodantum*
3600 m Baumgrenze	31. VII.	9,7	7,1
3000 m Moor.......	7. VIII.	10,0	7,9

Dasselbe gilt auch für Pflanzen, die in tieferen Höhenlagen an sonnenexponierten Felsen vorkommen:

Tabelle 71.

Standort	*Saxifraga Jamesii*	*Saxifraga bronchialis*
3800 m	11,1	—
3650 m	10,6—12,0	7,6
2500 m	12,2—12,5	7,5—8,3

Auch *Achillea millefolium* zeigt an normalen Standorten in tieferer Höhenlage zwar niedere Werte als die meist sterilen Rosetten in der alpinen Region, nicht aber an extrem trockenen Standorten, an denen auch nur sterile Rosetten zu finden sind:

Tabelle 72.

	3800 m (am 16. VII.)	3650 m (am 31. VII.)	2500 m (am 7. VII.)	
			normal	sehr trocken
Achillea millefolium	12,6	12,0	11,1	14,2

Vergleichende Bestimmungen in der Prärie von Nebraska ergaben **9,2** Atm. am 19. Mai, **10,5** Atm. am 3. Juli und **14,7** Atm. am 23. Juli.

Arctostaphylos uva ursi, eine typische Pflanze der unteren Kiefernwaldstufe, geht vereinzelt ziemlich hoch in die Fichtenwaldstufe herein. Vergleichende Bestimmungen ergaben höhere Werte für die unteren trokkenen Lagen:

Tabelle 73.

3250 m	Fichtenwald, feucht	15,6 Atm.	(am 16. VII.)	oberstes Exemplar.
2500 m	unter *Pseudotsuga Douglasii*	18,6 „	(am 29. VII.)	nach Regen,
2500 m	trockener Kiefernwald	19,5 „	(am 29. VII.)	„ „
2500 m	„ „	20,1 „	(am 27. VI.)	
2100 m	„ „	20,2 „	(am 24. VI.)	

Juniperus communis-sibirica ist als niederliegender Busch durch die ganze Nadelwaldstufe bis zur Baumgrenze hinauf verbreitet. Folgende Werte wurden in verschiedenen Höhenlagen erhalten:

Tabelle 74.

3650 m	Baumgrenze am Windy Point	16,2 Atm.	(am 16. VII.),
3650 m	„ in Bottomless Pit	15,4 „	(am 31. VII.),
2900 m	sonnig, zwischen Fichten	16,7 „	(am 16. VII.),
2500 m	sonniger Standort in Ostexposition	17,8 „	(am 3. VIII.),
2500 m	extreme Schattenform in Nordexposition	15,2 „	(am 3. VIII.).

Wir sehen also hier, daß Standortsunterschiede in 2500 m Höhenlage extremere osmotische Werte bedingen können als Unterschiede in den Höhenlagen. Allerdings handelt es sich nur um Sommerwerte. Im Winter sind Maximalwerte an der Baumgrenze zu erwarten. So erhielten wir am 17. Dez. 1929 an der Baumgrenze des San Franzisco-Peaks in N-Arizona einen osmotischen Wert von 32,7 Atm. Das Wetter war seit langer Zeit klar und kalt gewesen, und es hatte noch nicht geschneit.

Schließlich finden wir auch solche Pflanzen (Tab. 75), die beim Vergleich von ziemlich ähnlichen Standorten einen Minimalwert in einer mittleren Höhenlage ergaben und einen Anstieg des osmotischen Wertes sowohl zur unteren als auch zur oberen Verbreitungsgrenze hin zeigen. Wir kommen auf diese Erscheinung noch weiter unten zurück (Teil III, 9).

Tabelle 75.

Potentilla fruticosa.			*Saxifraga nivalis.*		
3800 m	16,7 Atm.	am 16. VII.	4180 m	9,5 Atm.	am 16. VII.
3650 m	13,9 „		3700 m	9,2 „	
2900 m	15,4 „		2900 m	10,8 „	
3650 m	13,8 „	am 31. VII.			
3000 m	16,2 „				

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die Untersuchung der Hydraturverhältnisse bei den Pflanzen keinen Anhaltspunkt dafür ergeben hat, daß das alpine Klima während der Vegetationszeit ein trockenes Klima ist, oder daß die Alpenflanzen mit erschwerten Wasserverhältnissen im Sommer zu kämpfen haben. Im Gegenteil, das Wasser als bestimmender Faktor spielt bei den Alpenpflanzen nur eine untergeordnete Rolle. Der Zwergwuchs der Alpenpflanzen ist deshalb auch nicht allgemein auf die Wirkung von Trockenheit zurückzuführen. Vielleicht hängt er kausal mit der Temperaturverteilung in der bodennahen Luftschicht zusammen, in der allein die Pflanzen günstige Wachstumsbedingungen finden, während die Lufttemperatur in einiger Höhe über dem Boden im Hochgebirge stets nur sehr niedrig ist. Doch liegen über diese Frage noch keine experimentellen Untersuchungen vor.

5. Die jahreszeitlichen Schwankungen der Hydratur in verschiedenen Klimagebieten.

Da die Höhe des osmotischen Wertes, wie wir eben sahen, uns einen Begriff von den Wasserverhältnissen am Standort gibt, und diese im Laufe der Jahreszeiten gesetzmäßigen Veränderungen unterliegen, so müssen wir erwarten, daß die Jahreskurve des osmotischen Wertes uns auch die Veränderungen der Wasserverhältnisse an einem Standorte im Laufe eines Jahres widerspiegelt. Das ist auch tatsächlich der Fall. Aber auch hierbei werden die einzelnen Pflanzenarten in sehr verschiedenem Grade auf die jahreszeitlichen Veränderungen reagieren.

Wir wollen einige Jahreskurven aus verschiedenen Klimagebieten vergleichen, um daraus Rückschlüsse über die Beziehungen des osmotischen Wertes zu den Wasserverhältnissen in den betreffenden Gebieten zu ziehen.

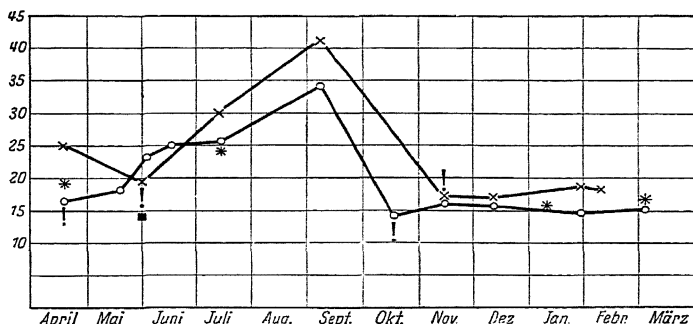



Abb. 31. Jahreskurve des osmotischen Wertes von *Cistus albidus* (o) und *Viburnum tinus* (×). Einzelwerte von *Cistus monspeliensis* (∗) und *Staehelina dubia* (■). Das ! bedeutet den Zeitpunkt des Austreibens, der mit dem niedrigsten osmotischen Wert zusammenfällt. Die flachwurzelnden *Cistus*-Arten treiben sowohl im Frühjahr als auch im Herbst früher aus als *Viburnum* mit einem tiefergehenden Wurzelsystem. Die Trockenzeit umfaßt die Monate Juni—September 1929.

Wir beginnen mit dem Mittelmeergebiet, das eine ausgesprochene Sommertrockenzeit und eine Winterregenzeit besitzt. Die Regen setzen im September oder Oktober ein. Mit der Trockenzeit von Mai bis September fallen auch die höchsten Temperaturen zusammen. Die Jahreskurven der osmotischen Werte sollen die Schwankungen der Hydratur von einigen typischen Vertretern der Mediterranflora zeigen (vgl. Braun-Blanquet und H. Walter). Beim Vergleich dieser Kurven sehen wir sofort, daß die Pflanzen verschieden scharf auf erschwerte Wasserverhältnisse reagieren. Bei *Cistus albidus* und *Viburnum tinus* tritt die Trockenzeit sehr scharf durch die starke Erhöhung des osmotischen Wertes hervor (Abb. 31). Ganz ähnlich verhält sich auch *Thymus vulgaris*. Es sind Pflanzenarten mit sehr flachem Wurzelsystem (*Cistus*, *Thymus*) oder mit ziemlich mesomorphen Blättern (*Viburnum*). *Quercus ilex* (Abb. 32), der typische Vertreter der Hartlaubpflanzen reagiert sehr viel weniger — ein Zeichen, daß die sehr tief bewurzelte Pflanze unter der Trockenheit nicht leidet und in tieferen Bodenschichten stets genügend Wasser vorfindet. In extremen Jahren oder an ungünstigen Standorten dürfte der Anstieg während der Sommerzeit auch hier deutlicher ausgeprägt sein.

Die außerordentlich hohen Werte im April 1929 sind eine Nachwirkung des extrem kalten Winters 1928/29. *Ruscus aculeatus* schließlich, eine Hartlaubpflanze, die aber im Schatten wächst, empfindet die Trockenheit im Sommer noch weniger und zeigt eine ganz ausgeglichene Kurve (Abb. 33), die fast identisch mit derjenigen von *Smilax aspera* ist (Abb. bei Braun-Blanquet und Walter).

Wir sehen also, daß die Kurven der osmotischen Werte die Wasserverhältnisse im Laufe des Jahres genau widerspiegeln, aber doch nur bei Pflanzen, die diese jahreszeitlichen Veränderungen empfinden. Durch

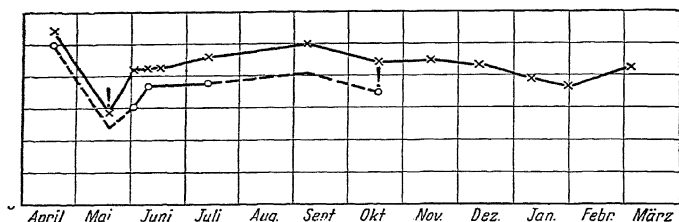



Abb. 32. Jahreskurve des osmotischen Wertes von *Quercus ilex*. × Sonnenblätter, ∘ Schattenblätter, ! Zeitpunkt des Austreibens im Mai und Oktober. Die Werte sind alle relativ hoch, aber die Jahresschwankungen des osmotischen Wertes gering.

tiefe Bewurzelung oder schattige Standortsverhältnisse können die Wasserverhältnisse für die Pflanzen so ausgeglichen werden, daß für sie eine eigentliche Trockenperiode nicht mehr besteht.

Anders sind die klimatischen Verhältnisse in der Arizona-Wüste im Südwesten der Vereinigten Staaten (nähere Angaben bei Schratz). Wir haben hier eine Winterregenperiode von Januar bis März mit relativ

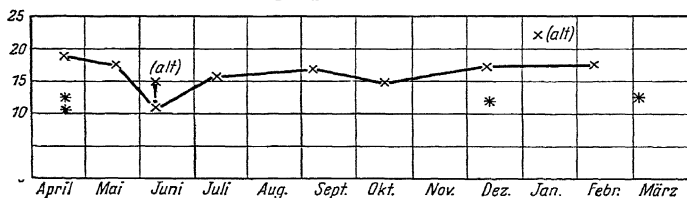



Abb. 33. Jahreskurve des osmotischen Wertes von *Ruscus aculeatus* und Einzelwerte von *Rubia peregrina* (*). *Ruscus* zeichnet sich durch relativ niedrige osmotische Werte und eine sehr ausgeglichene Jahreskurve aus. Minimum zur Zeit des Austreibens (!); im Juni (oben) Wert von alten und (unten) von jungen Sprossen (ebenso bei *Rubia* im April).

niederen Temperaturen, eine Vorsommertrockenperiode mit sehr hohen Temperaturen (April bis Juli), eine Sommerregenperiode mit hohen Temperaturen (Juli bis September) und eine Nachsommertrockenperiode (Oktober bis Dezember), mit gemäßigten Temperaturen. Was für Veränderungen ist in diesem Falle die Hydratur der Pflanzen im Laufe der Jahreszeiten unterworfen? Wir wählen als Beispiel die typische immergrüne Wüstenpflanze *Covillea glutinosa* und vergleichen zwei Pflanzen, eine auf schwerem Basaltverwitterungsboden (W-Laboratorium, s. Abb. 26), die andere auf leichtem Schuttboden (Bajada). Die Kurven des osmotischen Wertes zeigen einen sehr charakteristischen Verlauf (Abb. 34). Die Nachsommertrockenperiode

wird durch die Bajadapflanze sehr stark angezeigt, nicht aber durch die Pflanze auf schwerem Boden; die nach den ausgiebigen Sommerregen aufgespeicherten Wasservorräte in diesem Boden reichen bei den niederen Temperaturen aus, um die Pflanze mit Wasser genügend zu versorgen. Die Winterregenperiode ist bei beiden Pflanzen durch ein Minimum der osmotischen Werte ausgezeichnet, das durch das Austreiben der Pflanzen um diese Jahreszeit noch verstärkt wird. Im Laufe des Vorsommers steigen die Werte wieder an, und zwar diesmal auch bei der Pflanze auf dem schweren Boden. Die Wasservorräte werden auch hier bei den hohen Sommertemperaturen, die über 40° C im Schatten liegen, knapp. Die auf die lange Trockenzeit folgenden starken Sommerregen bedingen vorübergehende Minima des osmotischen Wertes, von denen nur eines im August gut erfaßt worden ist. Sobald die Sommerregen aufhören, erfolgt sofort wieder ein Anstieg.

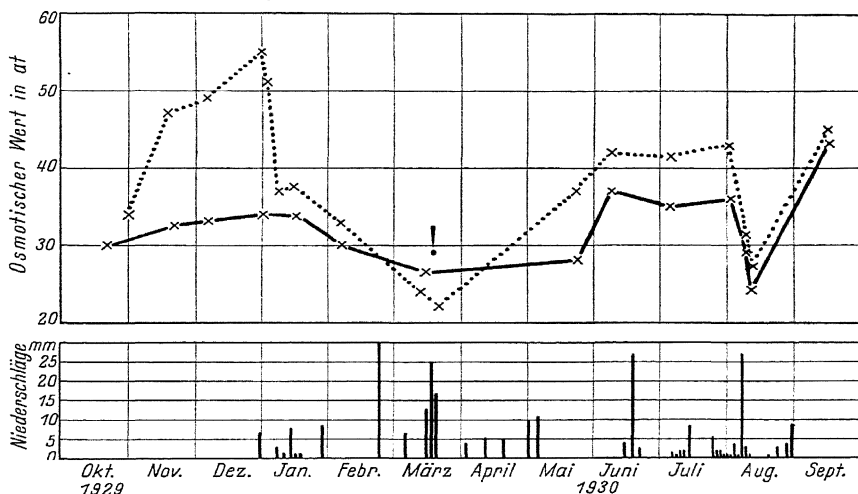



Abb. 34. Jahreskurven des osmotischen Wertes von *Covillea glutinosa* an zwei verschiedenen Standorten: · · · · · · auf trockenem Bajada-Boden und ——— auf Basaltverwitterungsboden beim Desert Laboratory (Tucson, Arizona). ! Zeitpunkt des Austreibens im März. Unten Niederschläge von Oktober 1929 bis September 1930.

Handelte es sich in den besprochenen Fällen um Gebiete mit ausgesprochenen Trockenperioden, so liegen die Verhältnisse in Mitteleuropa wieder ganz anders. Eine eigentliche Trockenperiode fehlt hier ganz. Das Regenmaximum fällt in die Sommermonate. Nur durch starke Abweichungen von Normaljahren können hier zuweilen kurze Trockenperioden zustandekommen. Ein regelmäßiger Gang der Hydraturkurve ist deshalb auch nicht zu erwarten, vielmehr werden je nach der Witterung zahlreiche kurz vorübergehende Schwankungen auftreten.

Als Beispiel wählen wir fünf von Volk untersuchte Sanddünenpflanzen bei Heidelberg und fügen zum besseren Verständnis die Niederschlagswerte während der Untersuchungszeit und den Wassergehalt des Bodens in 20—30 und 50—60 cm Tiefe hinzu (Abb. 35).

Während des Sommers 1929 lassen sich einige niederschlagsärmere Perioden unterscheiden: eine Ende Mai, eine zweite Mitte Juli und eine dritte Anfang September. Der Wassergehalt des Bodens ist Ende Mai

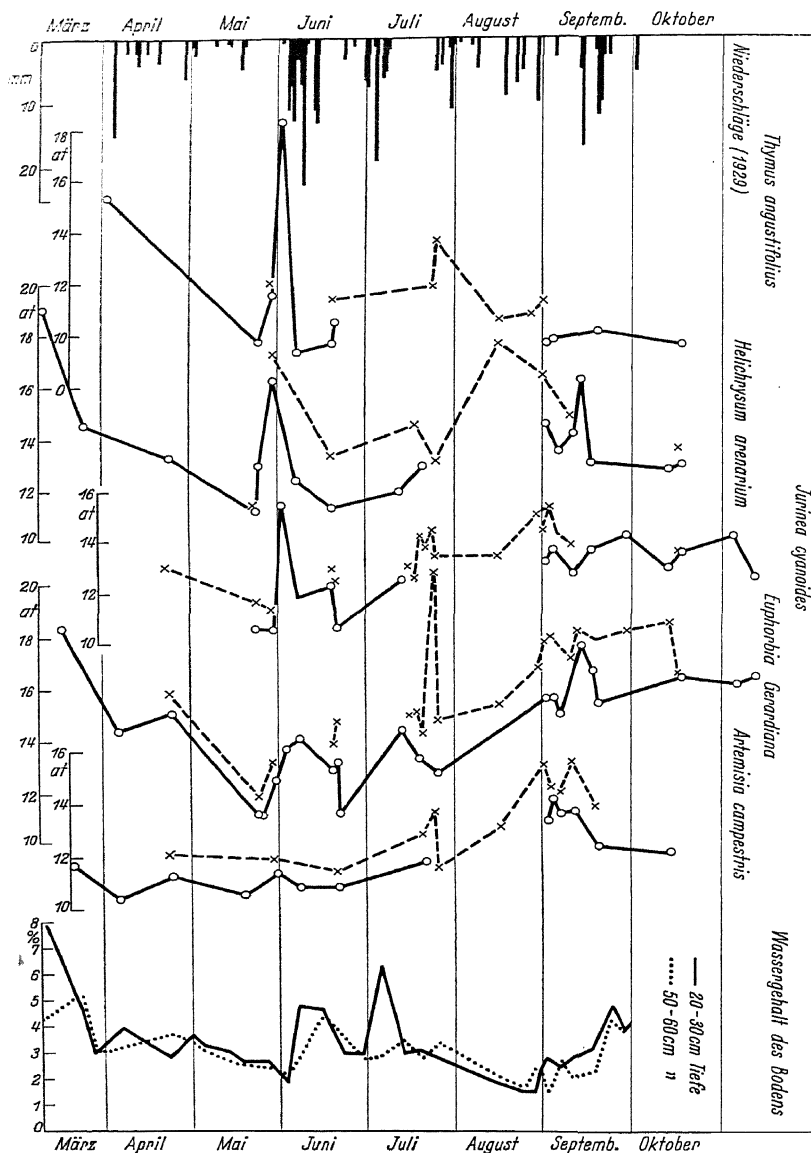



Abb. 35. Jahreskurven (März—Oktober) des osmotischen Wertes von fünf Sanddünenpflanzen bei Heidelberg nach Bestimmungen von Volk: o——o Morgenwerte, × — — × Nachmittagswerte. Die Differenz dieser Werte gibt die Größe der Tagesschwankungen des osmotischen Wertes wieder. Oben die Niederschlagsverhältnisse während der Untersuchungszeit, unten der Wassergehalt des Bodens. Nähere Erläuterungen im Text.

sehr niedrig und ebenso von Mitte Juli bis Mitte September. Die Hydraturkurven zeigen uns, daß die Pflanzen auf diese Verhältnisse deutlich reagieren. Die Kurven weisen in vielen Beziehungen einen ähnlichen Verlauf auf, wenn auch jede Pflanzenart etwas anders reagiert. Da die osmotischen Werte bei Proben, die am Nachmittag entnommen wurden, immer höher liegen als bei Morgenproben, so sind die Kurven getrennt für Morgen- und Nachmittagswerte dargestellt. Dort, wo Morgen- und Nachmittagsproben an demselben Tage entnommen wurden, gibt die Entfernung zwischen beiden Kurven die Tagesschwankung des osmotischen Wertes wieder.

Auf die Trockenheit im Mai reagiert der frühblühende *Thymus angustifolius* sehr stark, ebenso auch die bereits stark entwickelte Rosetten besitzenden *Helichrysum* und *Jurinea.* Dagegen merkt man bei *Artemisia campestris*, deren Rosetten erst ihr Wachstum beginnen und nur wenige kleine Blätter aufweisen, kaum eine Reaktion.

Der Anstieg des osmotischen Wertes während der Trockenzeit im Juli ist bei der noch in voller Blüte begriffenen *Euphorbia Gerardiana* besonders stark (Nachmittagswerte). Im August und September sind es die spätblühenden Arten, die stark unter der Trockenheit leiden, während *Thymus* jetzt kaum reagiert. Es macht also durchaus den Eindruck, als ob während der Blütezeit die Pflanzen besonders stark die Trockenheit empfinden, was durch den großen Wasserverbrauch der Infloreszenzen erklärt werden könnte. Die Blütezeit ist demnach eine kritische Zeit in bezug auf die Hydraturverhältnisse.

Alle Pflanzen reagieren auf Niederschläge sehr rasch. Die Kurven des osmotischen Wertes sinken dabei rascher als der Wassergehalt des Bodens ansteigt. Diese Erscheinung ist wohl darauf zurückzuführen, daß, wie Volk zeigen konnte, selbst die tief wurzelnden Sandpflanzen stets daneben noch sehr viele ganz oberflächlich verlaufende Wurzeln besitzen. Diese können schon sehr geringe Niederschläge ausnützen.

Sehr hoch liegen die osmotischen Werte bei allen ausdauernden Pflanzen anfangs März. Trotzdem der März sehr trocken war und der Wassergehalt des Bodens in diesem Monat stark sinkt, fallen doch die osmotischen Werte in der Folgezeit dauernd ab und erreichen Mitte Mai ein Minimum. Diese Tatsache ist auf die zunehmende Erwärmung und das allmähliche Auftauen des im Winter 1928/29 bis zu sehr bedeutenden Tiefen gefrorenen Bodens zurückzuführen. Die hohen Märzwerte sind noch die Nachwirkung des kalten Winters, wurden doch während des Winters selbst noch höhere Extremwerte gefunden. Bei einer Reihe ausdauernder Arten lagen die absoluten Jahresmaxima des osmotischen Wertes gerade im Winter — ein deutliches Zeichen, daß der Winter in der nördlichen gemäßigten Zone die trockenste Jahreszeit ist.

Solche extreme Winter wie 1928/29 kommen in Mitteleuropa nur selten vor. Die osmotischen Werte von der Kälte besonders ausgesetzten immergrünen Pflanzen erreichten deshalb auch in diesem Jahre ganz extreme Werte und wurden zum Teil stark geschädigt (vgl. H. Walter 1929 b und c). Einige diesbezügliche Beispiele führen wir bei der Besprechung der Kälteresistenz an (vgl. Teil III, 8).

Aber auch in Gebieten, in denen in normalen Jahren strenge Winterkälte herrscht, zeigen die an diese Verhältnisse angepaßten Pflanzen durch den Verlauf der Kurve des osmotischen Wertes ebenfalls den Winter als trockenste Jahreszeit an. Stets liegen die osmotischen Werte im Winter am höchsten, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht:

Abb. 36 gibt die Jahreskurven für die Koniferen *Pinus ponderosa*, *Abies grandis* und *Pseudotsuga taxifolia* wieder, die Gail in Idaho (USA.) erhielt. Die höchsten Werte finden wir bei diesen Bäumen im Januar bis Februar, während im Sommer die Werte bedeutend tiefer liegen, trotz-

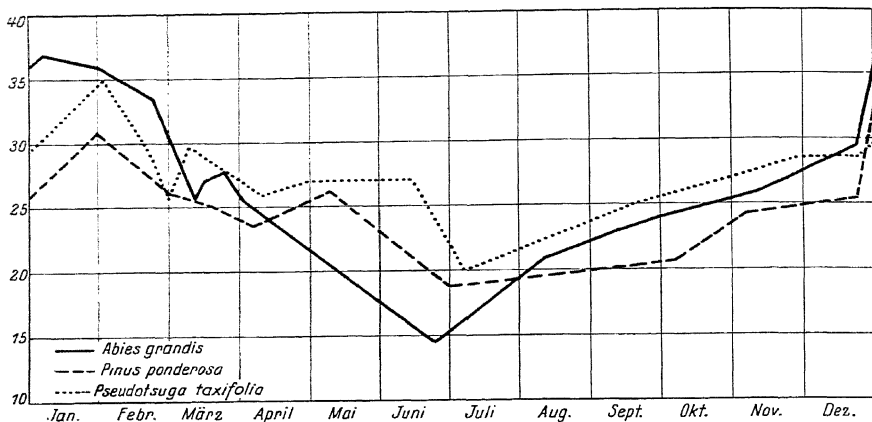



Abb. 36. Jahreskurven des osmotischen Wertes bei drei verschiedenen Koniferenarten in Idaho U.S.A., nach Gail. Die maximalen Werte erhält man während der kalten Jahreszeit, die minimalen im Frühsommer zur Zeit des Austreibens.

dem die zweite Hälfte des Sommers in diesem Teil der Vereinigten Staaten durch relative Trockenheit ausgezeichnet ist. Ebenso wie die Nadelbäume verhielten sich auch immergrüne Laubsträucher, von denen Gail *Ceanothus velutinus* und *Pachistima myrsinites* untersuchte. Nimmt man

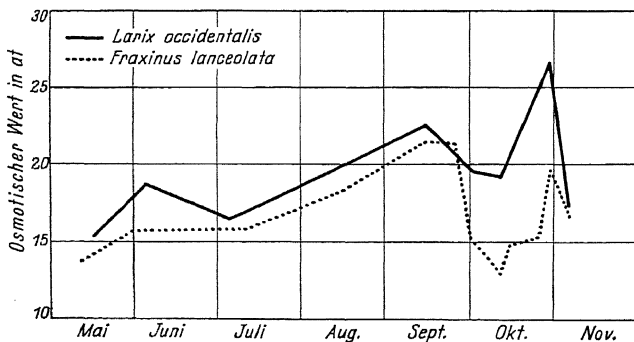



Abb. 37. Jahreskurven des osmotischen Wertes bei zwei sommergrünen Baumarten in Idaho (U.S.A.) nach Gail.

dagegen zum Vergleich sommergrüne Arten, *Larix occidentalis* und *Fraxinus lanceolata*, von denen man die Blätter nur während der Sommerzeit untersuchen kann, so zeigen sie die Sommertrockenzeit im Juli bis September durch einen ständigen Anstieg an (vgl. Abb. 37), der auch bei den Koniferen etwas, aber doch viel schwächer, zum Ausdruck kommt. Die im Oktober einsetzenden Herbstregen bedingen bei *Larix* und *Fraxinus*

einen deutlichen Abfall. Der erneute Anstieg Ende Oktober wird durch die ersten Fröste hervorgerufen. Darauf setzt rasches Vergilben ein, die Zellsaftkonzentration fällt, und die Blätter werden abgeworfen.

Weitere Beispiele für die hohen Winterkonzentrationen finden wir bei Lewis und Tuttle (vgl. Abb. 38). Die Untersuchungen wurden in Alberta (Kanada) ausgeführt. Der Winter ist hier lang. Die kältesten Temperaturen brachte der März. Im März finden wir auch die höchsten Werte bei *Picea canadensis*. *Linnaea borealis* und *Pyrola rotundifolia* befanden sich im Winter unter Schnee und konnten deshalb nicht regelmäßig untersucht werden. Die Kurve des osmotischen Wertes der Rinde von *Populus tremuloides* zeigt, daß selbst entlaubte Bäume im Winter ähnliche Hydraturverhältnisse aufweisen wie immergrüne. Genauere Untersuchungen des Preßsaftes ließen erkennen, daß der winterliche Anstieg des osmotischen Wertes in allen diesen Fällen hauptsächlich auf die Zunahme der Nichtelektrolytkonzentration zurückzuführen ist.

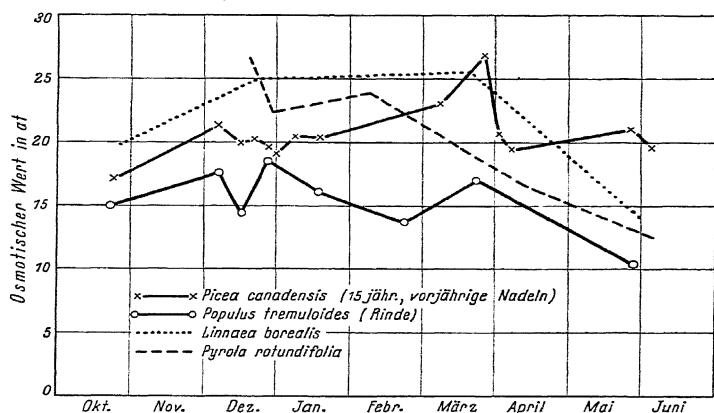



Abb. 38. Das Verhalten des osmotischen Wertes von immergrünen Arten und von der Rinde einer sommergrünen Pappelart während der Wintermonate in Alberta (Canada) nach Lewis und Tuttle. Nähere Erläuterungen im Text.

Untersucht man immergrüne Arten im milden ozeanischen Klima von Irland, so fehlt hier der winterliche Anstieg ganz (vgl. Abb. 39). Die Kurve des osmotischen Wertes der Blätter von *Ilex aquifolium* verläuft z. B. ganz horizontal. Der kleine Anstieg im März ist vielleicht auf eine kurze Kälteperiode zurückzuführen. Sehr lehrreich ist der Vergleich dieser Kurve mit den für *Ilex* bei Heidelberg im kalten Winter 1928/29 gefundenen osmotischen Werten. Mit Einsetzen der Kälte Ende Januar steigt in Heidelberg die Zellsaftkonzentration ganz steil an, die osmotischen Werte erreichen bald eine Höhe von 24 Atm. und die Blätter sterben ab. Dieses Verhalten zeigt uns sehr deutlich, weshalb *Ilex aquifolium* eine mediterran-atlantische Verbreitung besitzt. Nur in Gebieten mit milden Wintern wird ein gewisses Hydraturminimum bei dieser Art nicht unterschritten.

Überblicken wir nochmals alle hier angeführten Jahreskurven des osmotischen Wertes von Pflanzen aus ganz verschiedenen Klimagebieten, so können wir feststellen, daß der osmotische Wert uns die jahres-

zeitlichen Verhältnisse sehr genau wiedergibt, allerdings immer mit den kleinen Abänderungen, die durch die speziellen Besonderheiten der einzelnen Pflanzenarten bedingt werden. Jede Pflanzenart reagiert ja auf erschwerte Wasserverhältnisse immer in einer etwas anderen Art. Aber man wird Gail durchaus darin beipflichten, daß es nicht nur die Wasserverhältnisse sind, von denen die Höhe des osmotischen Wertes im Wechsel der Jahreszeiten abhängt, sondern daß auch die Speicherung oder der Verbrauch von Reservestoffen einen Einfluß auf die Werte ausübt. Wir betonten ja bereits, daß der osmotische Wert von vielen Faktoren, insbesondere auch von der Assimilationstätigkeit abhängt; die Wirkung dieser verschiedenen Faktoren kann sich in mannigfacher Weise überlagern. Nur sehr selten dürfte aber dabei der Einfluß der Wasserverhältnisse der Pflanze auf die Höhe des osmotischen Wertes ganz überdeckt werden.

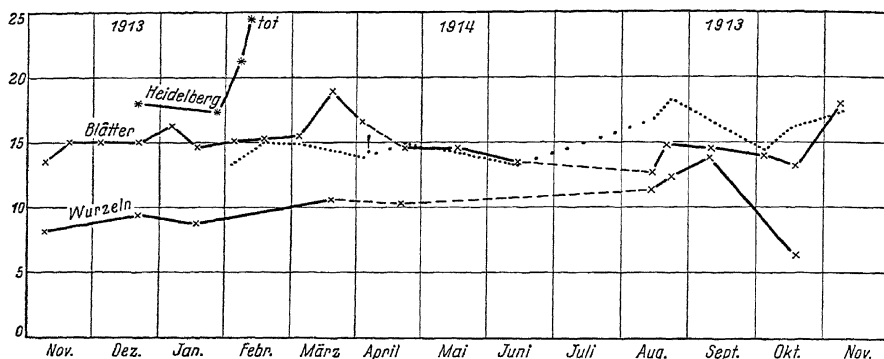



Abb. 39. Jahreskurven des osmotischen Wertes von Blättern und Wurzeln der Stechpalme *(Ilex aquifolium)* nach Bestimmungen von Dixon und Atkins aus den Jahren 1913—1914. * osmotische Werte der Blätter von *Ilex* während des ausnehmend kalten Winters 1928/29 bei Heidelberg. ······ Jahreskurve des osmotischen Wertes der Blätter von *Syringa vulgaris* (Garten in Dublin) nach Dixon und Atkins. ! Zeitpunkt der vollen Laubentfaltung.

Weitere Beispiele von Jahreskurven geben wir weiter unten bei der Besprechung der Dürre- und Kälteresistenz der Pflanzen (Teil III, 8) und den Beziehungen des osmotischen Wertes zur Pflanzenverbreitung (Teil III, 9) wieder.

6. Die Grenzwerte der Hydratur bei verschiedenen Pflanzenarten.

Führt man eine große Zahl von Bestimmungen des osmotischen Wertes für einzelne Pflanzenarten unter ganz verschiedenen Standortsbedingungen aus, so zeigt es sich, daß man für jede Pflanzenart eine gewisse Hydraturspanne feststellen kann, d. h. der osmotische Wert einer Pflanzenart bewegt sich innerhalb gewisser weiterer oder engerer Grenzen.

Mit dieser Feststellung erledigt sich auch von selbst die häufig aufgeworfene Frage (Blagowestschenski, Lambrecht), ob der osmotische Wert in erster Linie ein Artmerkmal ist oder aber ausschließlich von den äußeren Bedingungen abhängt. Die Frage läßt sich weder in der einen noch in der anderen Richtung entscheiden, maßgebend ist beides.

Als Artmerkmal können wir die Spanne betrachten, innerhalb welcher der osmotische Wert sich bewegen kann; dagegen wird die Höhe des osmotischen Wertes innerhalb dieser Spanne in einem gegebenen Fall von den Außenfaktoren bestimmt.

Die Weite dieser Spanne ist bei einzelnen Pflanzenarten sehr verschieden. Es gibt Pflanzen, deren Hydratur nur wenig schwankt, wir wollen sie als stenohydre Pflanzen bezeichnen, und andere, deren Hydratur außerordentlich großen Veränderungen unterworfen ist, euryhydre Pflanzen. Die Grenze zwischen diesen beiden Gruppen ist nicht scharf zu ziehen; denn als Übergangsglied können wir Pflanzen betrachten, die normalerweise sich durch große Konstanz des osmotischen Wertes auszeichnen, aber unter extremen Bedingungen doch sehr hohe Werte aufweisen. Es scheint uns für die Unterscheidung der einzelnen Gruppen zweckmäßiger zu sein, die absoluten Schwankungen zu berücksichtigen und nicht die prozentualen, da in letzterem Falle die Unterschiede sehr viel stärker verwischt werden.

Als allgemeine Regel kann folgendes Verhalten des osmotischen Wertes gelten: Alle Pflanzen weisen den niedrigsten osmotischen Wert der Blätter beim Austreiben auf. Wir bezeichnen ihn als Jugendwert (O_j). Je intensiver das vegetative Wachstum ist, desto schärfer tritt das Minimum des osmotischen Wertes hervor. Mit fortschreitendem Wachstum steigen die Werte erst rasch, dann langsamer an. Den osmotischen Wert von ausgewachsenen Blättern unter günstigen Wasserverhältnissen, unter denen normales Blühen und Fruchten eintritt, bezeichnen wir als den optimalen osmotischen Wert — O_{opt}. Dieser Wert liegt meistens, selbst bei Arten, die große Schwankungen aufweisen, nicht sehr viel höher als O_j. Die Differenz ist bei immergrünen Arten, jedoch nur wenn es sich um rasch austreibende Arten handelt, häufig größer als bei sommergrünen.

Bei Pflanzen, die unter abnorm großer Feuchtigkeit und ungünstigen Lichtverhältnissen aufwachsen, wird der optimale Wert meistens nicht erreicht. Solche Pflanzen bleiben steril oder blühen nur kümmerlich. Sie zeigen im ausgewachsenen Zustande die kleinsten Werte — O_{min}.

Das weitere Verhalten des osmotischen Wertes hängt ganz von den Außenbedingungen ab. Bleiben die Wasserverhältnisse günstig, so ändert sich der osmotische Wert nicht wesentlich. Tritt aber Wassermangel ein, so steigt der osmotische Wert ständig an, bis schließlich ein Maximum — O_{max} — erreicht ist, und die Blätter geschädigt werden. Sie vertrocknen oder vergilben, je nach der Pflanzenart.

Diese drei Kardinalwerte der Hydratur — das Hydraturmaximum = minimaler osmotischer Wert, das Hydraturoptimum = optimaler osmotischer Wert und das Hydraturminimum = maximaler osmotischer Wert — gilt es nun vor allen Dingen für die einzelnen Pflanzenarten und für die Arten der einzelnen ökologischen Typen zu bestimmen.

Die Aufgabe ist nicht leicht. Nur langjährige und sehr zahlreiche Bestimmungen des osmotischen Wertes von Pflanzen derselben Art, unter natürlichen und möglichst verschiedenen Verhältnissen, oder ausgedehnte Versuche auf sehr breiter Basis können uns darüber Auskunft geben. Die weiter unten angeführten Beispiele genügen diesen Anforderungen noch nicht, und die Werte sind deshalb als vorläufige zu betrachten. Es wird sich aber auch kaum verlohnen, für alle Pflanzenarten diese

Kardinalpunkte genau zu bestimmen, vielmehr wird es sich in Zukunft nur darum handeln, einzelne Pflanzenarten, die von besonderem ökologischen oder praktischen Interesse sind, gründlich zu untersuchen. Für uns handelt es sich hier nur darum, einen annähernden Überblick über die Höhe der Grenzwerte bei den einzelnen ökologischen Typen zu erhalten.

Die Feststellung der Kardinalpunkte erfährt eine weitere Erschwerung dadurch, daß es sich nicht um absolut unveränderliche Werte handelt. Vielmehr liegen die Verhältnisse hier ähnlich wie bei den Kardinalpunkten der Temperatur. Die Pflanzen können sich innerhalb gewisser Grenzen anpassen. Namentlich gilt das für die maximalen osmotischen Werte, die bei langsamem Anstieg der Zellsaftkonzentration viel höher liegen als bei raschem. Auch hat es sich gezeigt, daß die maximalen Werte im Winter bei anhaltendem Frost die Maximalwerte im Sommer bei Trockenheit bei weitem übersteigen. Wir müssen deshalb Wintermaximalwerte (O^{wi}_{max}) und Sommermaximalwerte (O^{so}_{max}) unterscheiden.

a) Osmotische Grenzwerte von Pflanzen verschiedener ökologischer Typen.

Zunächst seien einige Beispiele von vorwiegend europäischen Pflanzen angeführt.

Zu den stenohydren Pflanzen (Tabelle 76, I. Gruppe) gehören die Wasserpflanzen, die Schattenpflanzen, die Sukkulenten und einzelne Halbschatten- oder Sonnenpflanzen mit ausgeglichenem Wasserhaushalt und relativ hygromorphen Blättern. Bei den Wasserpflanzen, namentlich den submersen, dürften Wasserdefizite niemals auftreten. Immerhin können Schwankungen des osmotischen Wertes, wie es namentlich Bächer zeigte, durch Temperatur und Lichtwirkung hervorgerufen werden. Das Minimum des osmotischen Wertes trat hier stets bei Pflanzen auf, die die maximale Wachstumsintensität besaßen.

Wasserpflanzen, die Landformen zu bilden vermögen, dürften schon, wie einige Bestimmungen in Ungarn zeigten, etwas höhere Maximalwerte besitzen. Für sie und ebenso für Sumpfpflanzen liegen aber noch nicht genügend Bestimmungen vor, um etwas Sicheres über die Grenzwerte aussagen zu können.

Besser ist es mit den Schattenpflanzen bestellt, zu denen wir auch zartblättrige Halbschattenpflanzen stellen. Ihre Optimalwerte liegen meist bei 8—10 Atm., die Sommermaxima sind ebenfalls sehr niedrig, längere Trockenperioden vertragen sie nicht.

Von den Sukkulenten seien hier nur unsere, zu den *Crassulaceen* gehörenden Blattsukkulenten und eine amerikanische *Saxifraga*-Art angeführt. Die Sukkulenten der amerikanischen Wüste werden erst mit den anderen Wüstenpflanzen zusammen besprochen. Hier fallen die besonders niedrigen Optimalwerte auf, sie liegen bedeutend tiefer als selbst bei Wasserpflanzen. Die prozentualen Hydraturschwankungen sind schon bedeutender, aber absolut sind sie auch gering.

Die in der Tabelle 77 als Gruppe II zusammengefaßten Arten bilden den Übergang zu den euryhydren Pflanzen. Die Schwankungen des osmotischen Wertes sind bei ihnen schon größer; doch ist die Spanne zwischen dem maximalen Sommerwert und dem optimalen Wert noch gering. Wir führen als Beispiel einige sommergrüne Laubbäume, einige

immergrüne Laubpflanzen und einige Nadelbäume an. Bei den immergrünen Pflanzen ändern sich die Verhältnisse insofern, als hier bereits die maximalen Winterwerte relativ hoch liegen. Die Blätter vertragen, wie es scheint, im Winter ziemlich große Wasserdefizite, aber im Sommer ist das nicht der Fall. Die Maximalwerte der mediterranen Hartlaubpflanzen im Sommer sind leider noch nicht bekannt, aber der Wasserhaushalt dieser Pflanzen macht einen so ausgeglichenen Eindruck (vgl. Abb. 32 u. 33), daß die Werte nicht allzu hoch liegen dürften. Bei ausgesprochen atlantischen immergrünen Pflanzen oder solchen, die im Winter immer Schneeschutz genießen, wie z. B. auch bei den von Firbas untersuchten Hochmoorzwergsträuchern, sind die Wintermaxima nicht sehr hoch. Bei Koniferen liegen sie schon bedeutend höher und bei *Buxus* ist bisher der höchste Wert von nicht halophilen Pflanzen gefunden worden.

Gruppe III (s. Tab. 78) umfaßt die typisch euryhydren Pflanzen, für diese sind charakteristisch: 1. Optimalwerte, die meistens nur wenig über den Jugendwerten liegen, und 2. eine äußerst große Spanne zwischen den Optimalwerten und den Maximalwerten. Das besagt, daß die Pflanzen sich nur unter günstigen Wasserverhältnissen entwickeln, aber sehr starke Wasserdefizite ertragen können. Die meisten Pflanzen, die hierher gehören, zeichnen sich durch relativ weiche, oft stark behaarte Blätter aus. Sie besitzen also einen Blattbau, der große Dickenänderungen oder Flächenänderungen der Blattspreite zuläßt, wie wir ihn bei Steppenpflanzen, die vorübergehende Trockenperioden gut überstehen, und bei nicht hartblättrigen Mediterranpflanzen finden.

Tabelle 76.

I. Gruppe.

	O_j	O_{min}	opt	O^{so}_{max}	O^{wi}_{max}	Bemerkungen.
Helodea canadensis . .		7,5	8—10	10,8	12,7	Grenzplasmolytische Werte.
Impatiens parviflora	4,4		7,5	8,5		Heidelberg.
Asperula odorata		8,2	8,7	11,0		Heidelberg, Ungarn.
Mertensia sibirica . . .		7,0	8,8—9,8	11,0		Colorado, U.S.A., Rocky Mountains.
Epilobium angustifolium		7,2	8,3—9,3	11,4		,, ,,
Taraxacum officinale		9,8		> 14,2		Heidelberg, Rocky Mountains.
Chelidonium majus .			11,2—11,5	> 12,4	15,7	Ungarn, Heidelberg.
Mercurialis annua . .			9,8	10,5		Ungarn.
Parietaria ramiflora .			10,8	14,8	20,9	Heidelberg, Montpellier.
Linaria cymbalaria .			10,1		17,2	Heidelberg.
Saxifraga bronchialis		6,4	7,6—8,3	11,7		Rocky Mountains U.S.A.
Umbilicus pendulinus			5,4—6,7	13,3		Montpellier.
Sedum maximum . . .			4,7	8,4		Ungarn.
,, *album*			5,7			,,
,, *reflexum*			6,7	8,2	> 12,4	,, Heidelberg.
,, *boloniense*			6,0	7,9		,,
,, *acre*			5,7	> 7,2	10,7	,,
,, *altissimus*			7,6	> 8,7		Montpellier.
Sempervivum hirsutum			5,2	6,9		Ungarn.

Tabelle 77.
II. Gruppe.

	O_j	O_{min}	O_{opt}	O^{so}_{max}	O^{wi}_{max}	Bemerkungen
Fagus silvatica	10,1	11,6	18,7—20,2	>21,4		Heidelberg, Ungarn.
Quercus sessilis	10,2		18—21	>22,5		Heidelberg.
Castanea vesca	7,9	11,8	16,4—18,8			Heidelberg.
Syringa vulgaris	13,3		14,5—20	25,5		Heidelberg, Dublin (nach Dixon).
Ampelopsis quinquefolia	8,2	8,7	13,5—13,7			Heidelberg, Nebraska (U.S.A.).
Hedera helix	9,2	11,1	13—14	14,7	22	Heidelberg, Ungarn. Dublin (nach Dixon).
Helleborus foetidus ..	12,1		15—16		22,4	Heidelberg.
Ilex aquifolium	12,7		14,5—17,5		24	Heidelberg, Dublin (nach Dixon)
Pinus silvestris	15,7		17—19		über 24,6	Heidelberg.
Pinus ponderosa	7,2	21,3	22,2		über 33,5	Rocky Mountains, Idaho, U.S.A. (nach Gail).
Picea excelsa	13,6	16,1	19—20		über 33,8	Heidelberg, Schwarzwald.
Picea Engelmannii ..	11,1		21—22	23,6	>49,4	Rocky Mountains, U.S.A.
Juniperus communis-sibirica		15,2	16,2—17,8		>32,7	Rocky Mountains, N.-Arizona.
Buxus sempervirens .	15,2		23,4		73	Heidelberg.

Tabelle 78.
III. Gruppe.

	O_j	O_{min}	O_{opt}	O^{so}_{max}	O^{wi}_{max}	Bemerkungen
Helianthemum fumana			16,9	>26,4		Heidelberg, Ungarn.
Euphrasia lutea			19,6	>40,8		Heidelberg, Ungarn.
Thymus serpyllum subsp.			11,5	22,2		Heidelberg, Ungarn.
Stachys germanica ..	9,7			37,0		Ungarn.
Viburnum lantana ...			19,0	47,2		Ungarn.
Viburnum tinus	17,4		18,6—19,9	>41,6		Montpellier.
Thymus vulgaris ...	12,2		13,4—14,5	>33,6		Montpellier.
Cistus albidus	14,4		15,0—16,4	>34,5		Montpellier.

b) Osmotische Grenzwerte bei Pflanzen der Arizona-Wüste.

Es war nun von besonderem Interesse, die Grenzwerte der Hydratur bei verschiedenen Wüstenpflanzen zu untersuchen. Ein sehr günstiges Gebiet für solche Untersuchungen ist Arizona. Die Niederschlagsverhältnisse sind hier nicht so extrem gering wie in der Sahara. Eine Versalzung des Bodens tritt deshalb nur in abflußlosen Mulden (Playa) ein, während der größte Teil des Gebietes nicht versalzt ist. Dafür dürften aber für nicht halophile Pflanzengesellschaften die extremsten Bedingungen wohl erreicht sein.

Besonders günstig für ökologische Untersuchungen ist auch die ziemlich regelmäßige Verteilung der Niederschläge auf die Monate Januar—

März und Juli—August, mit dazwischen liegenden langen und oft ganz niederschlagsfreien Trockenperioden. Im allgemeinen dürfte die Arizonawüste extremere Verhältnisse aufweisen, als das von Henrici untersuchte Gebiet östlich von der Kalahariwüste in Südafrika. Doch scheint die Vegetation in diesen beiden Gebieten viele gemeinsame Züge aufzuweisen.

Schon eine flüchtige Untersuchung der Wüstenvegetation in Arizona zeigt, daß wir es mit sehr mannigfaltigen ökologischen Typen zu tun haben, die sich durchaus nicht zu einer „Xerophytengruppe" zusammenfassen lassen. Wir können die Pflanzen der Arizona-Wüste auf Grund ihres Wasserhaushaltes und der Hydraturverhältnisse in folgende 8 Gruppen einteilen, wobei wir die Halophyten nicht berücksichtigen:

1. Poikilohydre Gefäßkryptogamen.

Diese Gruppe ist bereits in Teil II, 4 besprochen worden. Wir sahen, daß die optimalen osmotischen Werte dieser Pflanzen relativ niedrig liegen (um 14—15 Atm. herum). Junge Sprosse haben nur wenig niedrigere Werte als alte. Eine obere Grenze für den osmotischen Wert kann nicht angegeben werden, da die Pflanzen völliges Austrocknen ohne Schaden vertragen.

2. Winterannuelle und Hemi- oder Geokryptophyten mit einer Vegetationszeit während der Winterregenperiode.

Alle diese Pflanzen wurzeln nur in den obersten Bodenschichten. Sie beginnen erst nach Eintritt der Winterregen zu keimen oder auszutreiben, und von der Ausgiebigkeit der Winterregen hängt es auch ab, in welchem Ausmaße diese Gruppe zur Entwicklung kommt und im Landschaftsbild hervortritt. Im Winter 1929/30 begannen die Niederschläge erst im Januar und waren zunächst sehr spärlich. Ein starker Regen kam erst Mitte März, was für die Winterannuellen schon zu spät war.

Die Pflanzen dieser Gruppe erinnern habituell und in ihrem anatomischen Aufbau ganz an unsere Pflanzentypen, und zwar je nach den Standorten, die sie bevorzugen, mehr an unsere Schatten- oder unsere Sonnenarten. In Übereinstimmung damit zeigen auch die osmotischen Werte keine Besonderheiten. Die allgemeinen Witterungsverhältnisse während der Winterregenzeit stimmen auch weitgehend mit unseren Frühsommerverhältnissen überein: Niederschlagsreiche Tage mit bewölktem Himmel wechseln mit sonnigen trockenen Perioden ab, die mittleren Temperaturverhältnisse stimmen auch überein, nur sind die Temperaturschwankungen in Arizona größer. Die wöchentlichen Temperaturmaxima liegen fast niemals unter 20° C und erreichen oft 30° C im Schatten, die Minima können dagegen in klaren Nächten vorübergehend sogar unter 0° C fallen, was aber meist nur in Frostmulden und Kaltlufttälern geschieht.

Wir wollen einige Vertreter dieser Gruppe hier anführen:

Parietaria obtusa[1]) ist eine die Nordhänge und schattige Standorte bevorzugende Pflanze. Sie ist sehr hygromorph und hat noch zartere Blätter als unsere *Parietaria ramiflora*. Folgende osmotischen Werte wurden gemessen:

sehr schattig (nach Harris).....	9,5 Atm.
normale Pflanzen...............	12,5 „
Kümmerpflanzen...............	14,2 „

1) Spalding und Cannon bezeichnen sie wohl fälschlich als *Parietaria debilis* (s. Taf. 7 bei Cannon).

Von anderen Schattenpflanzen seien noch einige Beispiele angeführt, wobei wir auch die von Harris und Lawrence gefundenen Werte angeben:

Tabelle 79.

Pflanzenart	osmotischer Wert	Bemerkungen.
Delphinium scaposum	— 10,5 Atm.	besitzt sehr zarte Blätter.
Anemone sphenophylla .	— 14,3 „	(Max.!) vielleicht etwas xeromorpher als *A. nemorosa*; die Pflanzen entwickelten sich aus Mangel an Wasser nicht weiter.
Galium asperrimum	— 9,6 „	nach Harris im Pima-Canyon.
Vicia exigua	— 12,3 „	nach Harris im Pima-Canyon.
Daucus pusillus	— 18,3 „	nach Harris, ist resistenter als andere Schattenarten.

Nicht mehr so ausgesprochen an schattige Standorte gebunden ist *Streptanthus arizonicus* — eine Crucifere, die sich habituell nicht von unseren Kreuzblütlern an Standorten mit ähnlichen Lichtverhältnissen unterscheidet (s. Taf. 8 bei Cannon).

Die osmotischen Werte betrugen:

normale Pflanzen (frisch)........ 14,8 Atm.
normale Pflanzen (schwach welk) 15,9 „
Kümmerexemplare.............. 20,2 „

Harris gibt für feuchte Standorte 14,1—14,7 Atm. und für trockene 19,2 bis 19,4 Atm. an.

Von anderen winterannuellen Cruciferen seien nach Harris angeführt:

Tabelle 80.

Lepidium medium .... 13,5—14,6 Atm.
Lepidium Thurberi .... 13,6 „
Lepidium lasiocarpum .... 24,9 „ (trocken!)
Sophia pinnata .... 17,7 „

Eine auch bei uns an vielen Orten verwilderte Art ist die in Europa von Bienenzüchtern als Honigpflanze kultivierte *Phacelia tanacetifolia*. Auch sie gehört zu den Winterannuellen der Arizonawüste. Eine Pflanze, die zu blühen begann und bei der die unteren Blätter bereits vergilbten, besaß einen osmotischen Wert von 16,4 Atm. Harris gibt für eine verwandte Art 15,2 Atm. an.

Als weitere Beispiele seien noch folgende angeführt:

Tabelle 81.

Pflanzenart	osmotischer Wert	Bemerkungen
Brodiaea capitata	— 7,4 Atm.	eine Liliacee mit Zwiebeln.
Rumex hymenosepala ..	— 9,2 „	hält sich an die Nähe von Erosionsrinnen im Überschwemmungsgebiet.
Verbena ciliata.........	— 14,4 „	schön blühende Pflanze mit großen, schwach behaarten Blättern.
Plantago ignota	— 11,5 „	Pflanze mit ganz weiß behaarten Blättern.
Penstemon Wrightii	— 12,7 „	Pflanze mit fleischigen Blättern, in Blüte.
Sphaeralcea pedata	— 17,1 „	eine Malvacee mit behaarten Blättern.
Senecio Douglasii	— 10,8 „	Pflanze mit sukkulenten Blättern, aber leicht welkend.
Sycios spec.	— 8,4 und — 8,9 Atm.	Proben von zwei verschiedenen, nicht näher bestimmten Arten, austreibende Sproßspitzen.

Daß die Vegetationsverhältnisse während der Winterregenzeit in Arizona sich nicht wesentlich von denjenigen der gemäßigten Zone im Sommer unterscheiden, geht besonders deutlich daraus hervor, daß wir zu dieser Zeit auch eine Reihe von mitteleuropäischen Ruderalpflanzen in der Wüstenregion vorfinden.

Als wichtigste ist *Erodium cicutarium* zu nennen. Nach Spalding (1909) breitet sich diese Art auch an ungestörten Plätzen in der Umgebung des Desert Laboratory immer mehr aus und ist auf dem besten Wege, sich vollkommen einzubürgern. Selbst in dem für Winterannuelle so ungünstigen Winter 1929/30 gelangte *Erodium cicutarium* doch vereinzelt zur Blüte und Frucht.

Tabelle 82.

Osmotische Werte von *Erodium cicutarium.*

Kleine blühende Rosetten, schattig	— 8,8	Atm.
Üppige Pflanzen unter Drahtgitter in Versuchshäusern	— 9,6	,,
Blühende, normale Rosetten auf bewässertem Boden	— 9,9	,,
Kleine Rosetten, sehr trocken, später vertrocknet	— 14,7	,,

Das verwandte in Arizona einheimische *Erodium texanum* ergab bei einem blühenden, sonnig stehenden Exemplar 13,4 Atm. Es ist sicher etwas dürreresistenter als *E. cicutarium.*

Alle anderen mitteleuropäischen Ruderalpflanzen halten sich immer in der Nähe von bewässerten Stellen oder an etwas beschatteten Plätzen. In feuchteren Jahren werden sie wohl weiter zerstreut vorkommen. Die osmotischen Werte sind in folgender Tabelle angeführt:

Tabelle 83.

Hordeum murinum	— 12,6	Atm.
Sonchus asper	— 10,6	,,
Marrubium vulgare	— 15,4	,,
Malva silvestris	— 15,2	,,

3. Sommerannuelle oder Pflanzen, die nur während der Sommerregenzeit oberirdische Vegetationsorgane besitzen.

Obgleich die absolute Niederschlagsmenge während der Sommerregenzeit (Juli—August) bedeutend größer ist als diejenige während der Winterzeit, so müssen doch die Sommerannuellen dürreresistenter sein als die Winterannuellen. Denn während der Sommermonate sind die Temperaturen viel extremer, also auch die Verdunstungskraft der Atmosphäre viel größer. Die Schattentemperaturen um die Mittagszeit liegen häufig über 40° C. Zudem kommen die Niederschläge meistens als starke Gewittergüsse herunter. An den Hängen läuft der größte Teil des Wassers ab. Dafür werden aber die Flußebenen überschwemmt, und der tonige Boden reichert sich stark mit Wasser an. Hier findet man auch die üppigsten Bestände der Sommerannuellen.

Die optimale Temperatur für die Keimung liegt bei den Sommerannuellen sehr hoch, bei etwa 33° C (nach Shreve). Sie können aus diesem Grunde während der Winterregenzeit nicht auskeimen. Für die Winterannuellen wiederum sind die Temperaturen im Sommer zu hoch, so daß ihre Samen nicht die Ruheperiode unterbrechen. Deshalb finden wir unter den Winter- und Sommerannuellen keine einzige gleiche Pflanzenart.

Die Wurzeltiefe überschreitet bei den meisten Sommerannuellen 15 cm selten (vgl. Cannon). Dadurch wird ihre Vegetationszeit auf die Regenzeit beschränkt. Die günstigen Temperaturverhältnisse im Sommer bedingen eine rasche Entwicklung.

Die Untersuchungen konnten erst am 15. Okt. 1929 begonnen werden, also erst nach der Sommerregenzeit. Die hygromorphen Arten, wie z. B. die *Boerhaavia-*, *Mollugo-*, *Anoda-* und *Datura-*Arten, waren bereits abgestorben oder am Vergilben. Immerhin waren noch ziemlich viele Sommer-

annuelle in Blüte, denn die Sommerregen hatten sich im Jahre 1929 verspätet und der stärkste Gewitterguß war erst am 24. Sept. gefallen.

Nur die noch im Wachstum begriffenen Arten konnten untersucht werden. Ihre osmotischen Werte liegen im allgemeinen höher als bei den Winterannuellen. Habituell sind sie außerordentlich verschieden, z. T. ziemlich sukkulent oder auch xeromorph gebaut.

Als Beispiel führen wir folgende Arten an:

Euphorbia heterophylla — eine hygromorphe Pflanze mit sehr großen Blättern, nur an schattigen Standorten unter *Prosopis*-Büschen wachsend.

Optimaler osmotischer Wert 13—14 Atm.; maximaler etwa 17 Atm. Tagesschwankungen gering, unter 5%.

Amaranthus Palmeri — habituell an unsere *Amaranthus*-Arten erinnernd. Blätter typisch mesomorph; wächst nur im Überschwemmungsgebiet, wo nach Regen große Wasserlachen stehen.

Osmotischer Wert: frische Blätter .... — 14,5 Atm.
stark vergilbte Blätter ... — 17,2 „

Trianthema portulacastrum — habituell ganz wie *Portulaca oleracea* aussehend, mit sukkulenten Blättern, aber keine typische sukkulente Pflanze, denn der osmotische Wert liegt relativ hoch und die Transpiration dürfte ziemlich intensiv sein, da die Zellsaftkonzentration Ende Oktober rasch anstieg, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

Tabelle 84.

Osmotische Werte von *Trianthema portulacastrum*.

		23. X.	24. X.	29. X.	30. X.
Sehr üppige Pflanze	I	24,9	26,2	30,9	Durch Frost
Kleine Pflanze	II	18,4			getötet.

Cucurbita digitata — ganz an den bei uns kultivierten Kürbis erinnernd, nur sind die Blätter und Früchte kleiner. Die Art wächst am Rande von Erosionsrinnen (Arroyos) in sandigem Boden. Die Blätter sind, wie bei allen Cucurbitaceen, sehr wasserhaltig.

Der osmotische Wert der Blätter betrug am 24. Okt. 13,4 Atm.

Am 13. Nov. wurden nur Früchte, an ausgetrockneten Stengeln hängend, gefunden. Ihr Gewebe ergab einen osmotischen Wert der Fruchtwand = 7,6 Atm. und des Fruchtfleisches = 5,4 Atm.

Martynia louisiana — mit dicken, großen, wasserhaltigen Blättern, ähnlich wie Kürbis.

Der osmotische Wert der Blätter betrug 9,3—9,5 Atm.

Xeromorpher als die genannten Arten sind die folgenden, die auch häufiger an trockenen Hängen vorkommen und längere Zeit nach Aufhören der Sommerregen noch am Leben bleiben:

Kallstroemia grandiflora — die Pflanze wurzelt etwas tiefer (über 22 cm), die Blätter sind gefiedert, klein und behaart (Taf. 4 bei Cannon).

Der osmotische Wert betrug 15,4—18,4 Atm.

Allionia incarnata — eine perenne Pflanze mit dicklichen, kleinen und behaarten Blättern, die einen osmotischen Wert von 21,3—24,9 Atm. ergaben.

Cladothrix lanuginosa — eine sehr interessante, mit weißen Schuppen dicht besetzte Pflanze. Die Blätter sind ganz klein und weiß, der Stengel durchsichtig und sehr brüchig, die Wurzeln gehen nach Cannon bis 23 cm tief (s. dort Taf. 3).

Der osmotische Wert betrug am 20. Okt. 18,9 Atm.; bei 20 Atm. dürfte das Wachstum eingestellt werden. Die Maximalwerte liegen aber erst bei 35 Atm. Die toten Pflanzen vertrocknen, ohne ihr Aussehen zu verändern und bleiben lange Zeit erhalten.

Solanum elaeagnifolium — eine ausdauernde stachelige Pflanze mit weiß filzigen, xeromorphen Blättern. Sie ist ziemlich dürreresistent und in ihrer Verbreitung auf das Überschwemmungsgebiet beschränkt. Folgende Grenzwerte wurden gefunden: $O_{min} = 14,7$ Atm., $O_{opt} = 16,0—18,0$ Atm., $O_{max} = 30$ Atm. (Tagesschwankungen s. Tab. 51).

Sehr bezeichnend ist, daß man auch unter den Sommerannuellen eine Ruderalpflanze aus Europa findet, die aber ein mediterranes oder

westasiatisches Florenelement ist und in Mitteleuropa nicht zu gedeihen vermag. Es ist *Tribulus terrestris*, ein außerordentlich lästiges und weit verbreitetes Unkraut. Die Pflanze hat weiche, aber behaarte Blätter und niederliegende Sprosse. Bei dieser Pflanze sind: $O_{opt} = 13{,}2$ Atm., $O_{max} = 21{,}7$ Atm.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Sommerannuellen sich durchaus nicht durch große Dürreresistenz auszeichnen. Zum Teil verhalten sie sich wie unsere Sonnenpflanzen, z. T. treten unter ihnen mehr südliche und tropische Typen auf (*Martynia*).

Während der Zeit der Sommerregen beginnt auch das Wachstum der meisten annuellen und perennen Gräser, die nach reichlichen Niederschlägen sogar stellenweise einen grünen Teppich erzeugen können. Aber alle Grasarten haben außerordentlich wenig dürreresistente Blätter. Sie vertrocknen sofort bei Beginn der Nachsommertrockenzeit und bleiben als „natürliches Heu“ am Standort stehen. Sie liefern dann in diesem Zustande für das weidende Vieh das ganze Jahr hindurch Futter. Mitte Oktober, als die Untersuchung begann, waren schon die meisten Gräser trocken. Die Blätter einer noch grünen *Heteropogon*-Art ergaben einen osmotischen Wert von 16,3 Atm. Typisch xeromorphe Gräser, deren Blätter auch die Trockenzeit überdauern können, gibt es in der Arizonawüste nicht. Dasselbe fand auch Henrici im Betschuanenland, östlich von der Kalahariwüste. Auch die Gräser der amerikanischen Prärie und der Great Plains, ebenso wie der südrussischen Steppen sind nicht dürreresistent im eigentlichen Sinne des Wortes. Während der Trockenzeit brennt das Grasland aus, die Blätter der Gräser sterben ab und treiben erst unter günstigen Wasserverhältnissen wieder aus.

4. Sommergrüne Bäume und Sträucher.

Zu dieser Gruppe gehören Arten, die vollkommen unseren sommergrünen Bäumen entsprechen. Sie können sich in der Wüstenregion nur dort halten, wo ihnen dauernd Wasser im Boden zur Verfügung steht. Das ist am Ufer eines Flußbettes wohl stets der Fall. Zwar führen die meisten Flüsse in Arizona, und so auch der Santa Cruz River bei Tucson, nur an wenigen Tagen im Jahr Wasser, aber in einiger Tiefe unter der Bodenoberfläche findet sich ein unterirdischer Wasserstrom oder zum mindesten Grundwasser. Deshalb werden die größeren Flußläufe auch immer von einem mehr oder weniger gut entwickelten Galeriewald umsäumt, in dem sommergrüne Baumarten den Hauptbestandteil bilden.

Unter ihnen sind an erster Stelle verschiedene nahe verwandte und an unsere Schwarzpappel erinnernde *Populus*-Arten zu nennen. Die osmotischen Werte dieser Pappeln unterscheiden sich ihrer Höhe nach durchaus nicht von denjenigen unserer Baumarten.

Tabelle 85.

Populus spec.	Austreibende Blätter, halbausgewachsen	— 15,8	Atm.
	Ausgewachsene Blätter, am 12. III.	— 19,6	,,
	Ausgewachsene Blätter, am 3. IV.[1])	— 22,4	,,
	Noch grüne Blätter am 24. X.	— 19,8	,,
Fraxinus toumeyi[1])	Feuchter Standort { junge Blätter am 24. III.	— 16,7	,,
	Feuchter Standort { ausgewachsene Blätter am 8. IV.	— 17,3	,,
	Trockener Standort, am 8. IV.	— 19,6	,,
Celtis reticulata[1])	Gerade ausgewachsene Blätter am 6. IV.	— 19,4	,,
Vitis arizona[1])	Junge Blätter von blühenden Pflanzen am 3. IV.	— 9,6	,,

1) Nach Harris.

Man sieht aus dieser Tabelle, daß auch die Werte der mehr im Schatten rankenden *Vitis*-Art, die habituell ganz an unsere Weinrebe erinnert, sich durchaus in gleicher Höhe mit anderen *Vitis*-Arten bewegt (*Vitis vinifera* — 10,5 Atm bei Heidelberg und 10,7 Atm. bei Montpellier; *Vitis vulpina* — 6,3—12,5 Atm. in Nebraska).

Die Vegetationszeit der sommergrünen Baumarten ist in Arizona etwas länger als bei uns. So verlieren die Pappeln ihre letzten Blätter erst Anfang November und am 31. Januar hatte ein Baum schon wieder seine Kätzchen entfaltet.

5. Sumpfpflanzen.

An Quellen mit ständig fließendem Wasser kann man in der Wüstenregion namentlich, wenn noch etwas Beschattung dazu kommt, sehr ausgesprochen hygromorphe Pflanzen finden. Ein kleines Quellmoor auf Kalktuffablagerungen befindet sich z. B. in Mittelarizona bei der Natural Bridge, und ähnliche Pflanzengesellschaften wurden auch etwas nördlicher bei Montezumas Well gefunden. Die osmotischen Werte dieser Quellmoorpflanzen sind außerordentlich niedrig.

Tabelle 86.

Osmotische Werte von Quellmoorpflanzen bei Natural Bridge am 15. Dez. 1929.

Nasturtium officinale	— 9,0 Atm.	mit Basalteilen im Wasser.
Rumex spec.	— 8,9 ,,	in fließendem Wasser stehend.
Aquilegia chrysantha	— 14,0 ,,	auf feuchtem Boden mit zarten Blättern.
Epicampes rigens	— 15,8 ,,	hartblättriges Gras, bestandbildend.
Adiantum capillus Veneris	— 13,9 ,,	nur ganz schattig und feucht, niemals den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt.

Nur wenige Meter entfernt, höher am Hang findet man eine xerophile Hartlaubvegetation. Hier liegen die osmotischen Werte viel höher. Ein Vergleich der Tab. 86 und 87 zeigt uns deutlich den gewaltigen Unterschied der Wasserverhältnisse an beiden Standorten:

Tabelle 87.

Osmotische Werte von Hartlaubpflanzen bei Natural Bridge am 15. Dez. 1929.

Pinus monophylla	— 27,7 Atm.	*Rhus ovata*	— 31,1 Atm.
Juniperus utahensis	— 30,0 ,,	*Garrya Veatchii*	— 40,3 ,,
Cupressus arizonica	— 31,0 ,,	*Arctostaphylos pungens* ..	— 48,8 ,,

Bisher hatten wir nur Pflanzentypen besprochen, die sich in der Wüste entweder nur zu einer in bezug auf die Wasserverhältnisse günstigen Jahreszeit oder an günstigen Standorten entwickeln. Die hohen Hydraturgrade bei diesen Pflanzen waren deshalb nicht weiter verwunderlich. Aber auch die übrigen, an normalen Wüstenstandorten wachsenden Pflanzen, die ihre Sprosse das ganze Jahr hindurch behalten, sind durchaus kein einheitlicher Typus. Es würde uns zu weit führen, hier auf alle untersuchten Pflanzenarten einzugehen und alle Bestimmungen des osmotischen Wertes anzuführen; wir wollen uns vielmehr nur auf einige wenige Typen beschränken, die schon die große Mannigfaltigkeit erkennen lassen.

6. Regengrüne Pflanzen.

Als typischer Vertreter dieser Gruppe kann der höchst charakteristische und schon viel untersuchte Strauch *Fouquieria splendens* gelten. Von der Stammbasis gehen bei dieser Art die unverzweigten und dicht mit Dornen besetzten, oft bis 6 m langen Zweige trichterförmig auseinander (vgl. Abb. 40). Die Dornen sind verholzte Blattstiele der Blätter von

Langtrieben. In der Achsel der Dornen stehen die Knospen, die nach einem Regen zu Kurztrieben mit büschelförmig gestellten Blättern austreiben. Das Austreiben hängt nur von dem Hydraturzustand der Pflanze ab und kann durch künstliche Wasserzufuhr, ja sogar durch ständiges Benetzen der Sproßrinde jederzeit hervorgerufen werden (Lloyd 1906). Aber die mesomorphen Blätter fangen, sobald Wassermangel eintritt, auch sofort an zu vergilben und werden wieder abgeworfen. Der Laubwechsel kann sechsmal und mehr in einem Jahr erfolgen. Da diese Pflanze also Blätter nur unter günstigen Wasserverhältnissen besitzt, so ist zu erwarten, daß die osmotischen Werte der Blätter, die die Hydraturverhältnisse zu diesen Zeiten wiederspiegeln, niedrig sind. Es wurde festgestellt:

Abb. 40. *Fouquieria splendens* (mit Blättern und Blüten) am Picu Pass (Sonora, Mexiko). In der Mitte *Lemaireocereus Thurberi* (Perlschnur-Variation). Nach einer Aufnahme von E. Walter am 25. März 1930.

$$O_j = 10{,}4 \text{ Atm.}, \quad O_{opt} = 19\text{—}20 \text{ Atm.}, \quad O_{max} = 21{,}4 \text{ Atm.}$$

Wie sich die Hydraturverhältnisse im entlaubten Sproß, während der Trockenzeit ändern, wurde nicht untersucht. Es ist anzunehmen, daß in den ziemlich dicken Sprossen genügend Wasservorräte vorhanden sind, um die geringen Transpirationsverluste im entlaubten Zustande zu decken.

Interessant ist in dieser Hinsicht die nahe verwandte *Idria columnaris*, die nur ein kleines Areal in NW-Mexiko, an beiden Ufern des Golfs von Kalifornien besitzt (Arealkarte bei Shreve 1931a). Diese Pflanze hat einen sehr dicken, fleischigen Hauptstamm, der sich oben kegelförmig verjüngt. Von ihm gehen in radialer Richtung dünne, wie bei *Fouquieria* bedornte und an Kurztrieben Blattbüschel tragende Seitensprosse aus. Hier dient der Stamm ganz offensichtlich als Wasserspeicher. Die Blätter sind etwas xeromorpher als bei *Fouquieria* und dürften länger, vielleicht ein ganzes Jahr erhalten bleiben, obgleich *Idria* Gebiete mit sehr viel geringeren Niederschlagsmengen als *Fouquieria* bewohnt. Einige Proben für osmotische Bestimmungen wurden während einer Exkursion nach Mexiko am 26. III. 1930 entnommen. Sie ergaben folgende Werte:

Hauptstamm	— 12,6 Atm.,	Preßsaft aus Rinde und Holz (gibt viel Saft).
Junge Blätter ...	— 17,8 „	eben ausgetrieben an einem 1,8 m hohen Stamm.
Alte Blätter	— 19,1 „	etwas vergilbt, von einer 4 m hohen Pflanze, die kurz vor dem Austreiben steht.

Dieser Typus von Pflanzen mit sukkulenten Stämmen und mehr oder weniger vergänglichen, periodisch austreibenden Blättern, ist für das Trockengebiet der Kalifornischen Halbinsel (Baja California) besonders charakteristisch. Hierher gehören die Gattungen *Elaphrium* (Burseraceae)

und *Jatropha* (Euphorbiaceae). Preßsaft aus Stammstücken einer blattlosen *Elaphrium*-Art (wahrscheinlich *E. Mac Dougali*) ergab 11,0 Atm. und von einer blattlosen *Jatropha*-Art (wahrscheinlich *J. cinerea*) — 10,4 Atm. Beide Proben stammen vom Punto Kino am Golf von Kalifornien. Blätter von *Elaphrium microphyllum* vom Picupaß (Sonora, Mexiko) besaßen einen osmotischen Wert von 18,5 Atm. und von *Jatropha spathulifolia* aus derselben Gegend — 17,2 Atm.

7. Immergrüne Pflanzen mit xeromorphen Blättern.

Eine zusammenfassende Behandlung dieser Gruppe ist nicht möglich; denn eine jede Art zeigt ihre Besonderheiten und verhält sich anders als die übrigen. Wir begnügen uns hier mit wenigen Beispielen. In gewisser Hinsicht lassen sich auch hier die zwei Typen von Pflanzen mit weichen, stark behaarten Blättern und mit großen Schwankungen des osmotischen Wertes, und Hartlaubgewächse mit ausgeglichener Zellsaftkonzentration unterscheiden. Nur gibt es in der Wüste auch einen Übergangstypus mit relativ harten Blättern, deren osmotischer Wert unter extremen Bedingungen doch stark ansteigen kann[1]).

a) Zu den Pflanzen mit weichen, stark behaarten Blättern gehören vor allen Dingen verschiedene Zwergsträucher aus den Familien der Labiaten und Compositen. *Lippia Wrightii* (Verbenacae) ist in Südarizona in ihrem Vorkommen ausschließlich auf steile Nordhänge beschränkt. Erst weiter im Norden oder in größeren Höhen ist sie weniger wählerisch. Folgende osmotische Grenzwerte wurden festgestellt:

$$O_j = 15{,}4 \text{ Atm.}, \; O_{opt} = 22\text{—}24 \text{ Atm.}, \; O_{max} = 30{,}9 \text{ Atm.}$$

Während der langen Nachsommertrockenzeit hatte *Lippia* fast alle Blätter verloren.

Dürreresistenter ist eine andere strauchförmige Labiate *Hyptis emoryi*, von der aber nur der osmotische Wert junger Blätter = 16,4 Atm. vorliegt. Harris gibt an einem feuchten Standort sogar 11,6 Atm. und bei einer blühenden Pflanze 13,6 Atm. an. Die maximalen Werte dürften höher als bei *Lippia* sein.

Encelia farinosa ist von den Compositen sehr genau untersucht worden; wir kommen auf diese Art noch zu sprechen (Teil III, 10). Hier seien nur die Grenzwerte genannt:

$$O_j = 14{,}3 \text{ Atm.}, \; O_{min} = 18{,}6 \text{ Atm.}, \; O_{opt} = 20{,}6\text{—}23{,}3 \text{ Atm.}, \; O_{max} = 49{,}2 \text{ Atm.}$$

Gaertneria (*Franseria*) *deltoidea*, ebenfalls eine Composite, dürfte noch größere Extremwerte aufweisen, denn während der extremsten Trockenzeit konnte kein Preßsaft aus den Blättern erhalten werden:

$$O_j = 18{,}8 \text{ Atm.}, \; O_{opt} = 21\text{—}24{,}1 \text{ Atm.}, \; O_{max} = > 52{,}5 \text{ Atm.}$$

Zu dieser Gruppe gehört auch *Artemisia tridentata*, die nicht in der Arizonawüste vorkommt, sondern in den weiter nördlich gelegenen Halbwüstengebieten von Utah, Nevada und Wyoming. Sie ist in diesen Gebieten pflanzengeographisch die wichtigste Pflanze der „Sage-brush-formation“ und bedeckt hier Tausende von Quadratkilometern als einzige dominierende Art (s. Abb. 1). Die Pflanze hält große Trockenheit im Sommer und lange anhaltende Winterkälte aus. Sie meidet Salzboden.

---

1) Die Beschreibung der anatomischen Verhältnisse dieser Wüstenpflanzen bleibt späteren Veröffentlichungen vorbehalten, dort werden auch genauere Angaben über die osmotischen Werte gemacht werden.

Die osmotischen Werte dieser Pflanze schwanken außerordentlich, wie folgende Bestimmungen zeigen:

Tabelle 88.

Probenentnahme im Sommer in Wyoming:

Datum und Fundort	Osmotischer Wert	Bemerkungen
26. VIII. 1930, Grand Tetons	18,5 Atm.	Mannshohe Büsche an der oberen Grenze, in der subalpinen Region.
22. VIII. 1930, Estes Park (Rocky Mountains) Colorado	25,1 „	In Blüte an der oberen und an der östlichen Arealgrenze (Reliktstandort in den Bergen).
23. VIII. 1930, Unweit Cooper-Salzsee	30,3 „	Wüstengebiet.
23. VIII. 1930, Zwischen Medicine Bow und Rawlins	33,5 „	Niedrige und kleinblättrige Büsche in der Wüste, windgescheert.
6. IX. 1930, am Fuße der Big Horn Mountains	40,2 „	Sehr große Büsche, aber seit langer Zeit kein Regen.
6. IX. 1930, Wüste von Ten Sleeps	64,6 „	Extrem trockener Standort, nur vereinzelte, bis 30 cm hohe Exemplare mit wenig Blättern.
Probenentnahme im Winter in Nord-Arizona an der südlichen Arealgrenze:		
20. XII. 1929, Rowe Well unweit Grand Canyon	35,8 „	Waldlichtung zwischen Kiefern.
20. XII. 1929, Lipan Point, Grand Canyon	54,5 „	Exponierter Standort am oberen Rande des Grand Colorado Canyons.
20. XII. 1929, Hopi-Navajo Road (vor dem Little Colorado)	59,0 „	*Artemisia tridenta*-Steppe in Mulden, zwischen den mit Piñon bestandenen Anhöhen.

Auch bei *Artemisia tridentata* dürften die Optimalwerte sehr niedrig liegen; alle hier angeführten Werte, mit Ausnahme der beiden ersten, liegen wohl schon bedeutend höher.

b) Von den Hartlaubpflanzen sind in erster Linie einige Leguminosen zu nennen: *Prosopis velutina* — bildet in den Überschwemmungsgebieten der Flußtäler oft waldartige Bestände und wird in Arizona als Brennholz genutzt. An den Hängen kommt diese Art nur vereinzelt und als ganz kümmerlicher Strauch vor. Erst unterhalb der Grenze der immergrünen Wälder in etwa 1200—1500 m Höhe bildet sie savannenartige Bestände. Da dieser Baum in den Flußniederungen im Winter häufig Frösten ausgesetzt ist, so verliert er meistens den größten Teil seiner fein gefiederten Blätter.

Ganz junge austreibende Blätter von der nahe verwandten *Prosopis glutinosa* in Mexiko ergaben einen osmotischen Wert von 15,3 Atm., noch nicht ganz ausgewachsene 20,0 Atm. Für *Prosopis velutina* wurden bei nicht ganz ausgewachsenen Blättern 19,9 Atm. gefunden, bei Blättern von blühenden Pflanzen 25 Atm. (nach Harris), bei alten, aber noch frischen Blättern im Oktober vor den ersten Frösten 27,5—28,1 Atm. Die Werte stiegen dann in den trockenen Wintermonaten weiter an. Der höchste gefundene Wert betrug 41,1 Atm. bei kleinen Kümmerblättern. Während der Sommertrockenzeit scheinen so hohe Werte nicht erreicht zu werden. Einige Stichproben ergaben 29,5, 31,6 und 33,9 Atm.

Ähnlich wie *Prosopis* verhält sich die verwandte und ökologisch gleichwertige *Olneya tesota*, die ihre Hauptverbreitung erst in Mexiko erreicht. Die osmotischen Werte lagen bei 3 Proben zwischen 28,9—32,6 Atm.

Deutlich an die Nähe der Arroyos halten sich auch die *Acacien*-Arten, bei denen folgende osmotische Werte gefunden wurden:

Tabelle 89.

Acacia occidentalis	— 22,2 Atm.,	austreibend am 28. III. (Mexiko).
,, *Greggii*	— 25,9 ,,	alte Blätter am 30. X. (Tucson).
,, *paucispina*.	— 35,1—41,0 Atm.,	alte Blätter am 30. X. (Tucson).
,, ,, .	— 17,5 Atm.,	junge Blätter am 1. IV. (nach Harris).

Die letzte Art findet man auch an Basalthängen in Nordexposition, ähnlich wie *Celtis pallida* mit größeren dicken Blättern, die unter extremen Bedingungen abgeworfen werden. Die osmotischen Werte dieser Art lagen zwischen 29,4 und 33,5 Atm.

Ganz an die Nähe der Arroyos ist in Südarizona *Ephedra trifurca* gebunden. Erst in Nordarizona am Grand Canyon kommt sie an Hängen vor. Zwei Bestimmungen ergaben folgende osmotische Werte:

Tucson am 13. XI.	— 22,9 Atm.
Grand Canyon am 19. XII. ..	— 30,7 ,,

Im Schatten des Gebüsches, an den Rändern der Arroyos findet man oft *Clematis ligusticifolia*, die an unsere *Clematis vitalba* sehr stark erinnert, aber derbere immergrüne Blätter besitzt. Junge austreibende Blätter hatten einen osmotischen Wert von 15,9 Atm., frische ausgewachsene Blätter — 17,6—23,3 Atm., je nach den Lichtverhältnissen. Bei ganz sonnig und trocken stehenden Kümmerexemplaren stieg der Wert im Winter bis 30,5 Atm. Während der Sommertrockenzeit wurden 21,1 und 21,3 Atm. gemessen.

Die charakteristischste, zu dieser Gruppe gehörende Hartlaubpflanze ist *Parkinsonia microphylla* — ein hoher Strauch mit grünen Stämmen und Sprossen, die in ebenfalls grüne dicke Dornen auslaufen und sehr kleine einfach gefiederte harte Blätter tragen. Bei ungünstigen Wasserverhältnissen werden die Fiederblätter zusammengeklappt oder können sogar abgeworfen werden. Die Assimilationsfunktion wird dann von den grünen Stämmen übernommen (Palo verde).

Parkinsonia microphylla kommt am häufigsten an Südhängen zusammen mit dem Riesenkaktus (*Carnegiea gigantea*) vor, geht aber vereinzelt auch auf noch trockenere Standorte über. Es wurden zwei Exemplare an einem günstigen Standort (W-Laboratory) und an einem ungünstigen (Bajada) fortlaufend während der Nachsommertrockenzeit und Winterregenzeit untersucht.

Tabelle 90.
Osmotische Werte von *Parkinsonia microphylla*.

Standort	19. XI.	5. XII.	30. XII.	8. I.	6. II.	21. III.
W-Laboratory ...	28,0	29,1	27,7	28,1	28,6	24,8 (Achselknospen austreibend)
Bajada	—	29,7	34,7	29,9	32,7	

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, zeichnen sich die Werte durch eine außerordentliche Konstanz aus. Der höchste Wert wurde am 24. Jan. an einem anderen Standort mit 36,8 Atm. gefunden. Während der Sommertrockenzeit war bei einer Probe der Wert gleich 26,9 Atm.

Einen morphologisch und anatomisch sehr merkwürdigen Typus stellt *Mortonia scabrella* dar, mit kleinen, sehr harten, schuppenförmigen Blättern. Die Pflanze macht einen äußerst xeromorphen Eindruck. Der Wassergehalt der Blätter beträgt nur etwa 25% des Frischgewichtes. Trotzdem trocknen im Laboratorium, im Schatten liegende Zweige außerordentlich rasch aus. Sie verlieren am 1. Tage schon 15% des Frischgewichtes und erreichen in 8 Tagen das Lufttrockengewicht. An der Pflanze bleiben die Blätter 6—7 Jahre erhalten. Sie kommt in der Nähe von Tucson in den Empire Mountains auf Kalkgestein vor. Die Wasserbilanzverhältnisse dieser Pflanze sind noch ganz unklar. Drei Parallelproben am 2. Febr. 1930, also nach den Winterregen, ergaben 25,8, 23,4 und 23,2 Atm.

Es ist anzunehmen, daß die osmotischen Werte dieser Pflanze wenig schwanken und sie nur dort vorkommt, wo sie dauernd Wasser im Boden zur Verfügung hat, um bei der starken Wasserabgabe die Bilanz aufrecht erhalten zu können. Dazu wäre ein sehr tief in die Spalten des Kalkgesteins eindringendes Wurzelsystem notwendig. Die von Harris gefundenen osmotischen Werte, die er selbst als fraglich bezeichnet, sind sicher viel zu hoch.

Frankenia Palmeri ist ebenfalls ein sehr xeromorpher Zwergstrauch mit Blättern, die äußerlich an *Empetrum nigrum* erinnern, nur sind sie ganz grau. Eine Probe von einer frisch aussehenden Pflanze am Golf von Kalifornien in Mexiko bei Libertad ergab am 27. März einen osmotischen Wert von 52,3 Atm., eine andere nicht ganz einwandfreie Bestimmung mit frischen Trieben 39,5 Atm. Auch diese Pflanze wäre wert, genauer ökologisch untersucht zu werden. Ob sie nicht schon etwas halophil ist, ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen.

c) Als Beispiel für Hartlaubpflanzen mit relativ starken Schwankungen des osmotischen Wertes nennen wir *Simmondsia californica* und *Covillea glutinosa*. *Simmondsia californica*, eine Buxacee, hat große, sehr dicke und harte Blätter, von grünlich-bläulicher Färbung. Sie meidet bei Tucson die trockensten Standorte und ist mehr an Arroyos gebunden, während sie an der nördlichen Grenze der Wüstenregion, in Mittelarizona ganze Hänge, auch in Südexposition bedeckt (Roosevelt Lake). Abgeschnittene Zweige mit Blättern von dieser Pflanze vertrocknen sehr rasch. Sie verhält sich also durchaus nicht wie die Sukkulenten. Die osmotischen Grenzwerte sind folgende:

$$O_j = 20{,}8, \quad O_{opt} = 35—41, \quad O_{max} > 49{,}1.$$

Auffallend ist die außerordentlich hohe Lage der Optimalwerte, nur beim Austreiben bei ganz jungen Blättern liegen die Werte niedriger. Mit 49,1 Atm. war der Maximalwert noch nicht erreicht. Im allgemeinen scheint die Wasserbilanz noch ziemlich ausgeglichen zu sein.

Covillea glutinosa — der Kreosotbusch — ist der wichtigste Vertreter dieser Gruppe und bildet auf den trockenen, fast ebenen Hängen (Bajada) die Klimaxgesellschaft. Es ist eine der dürreresistentesten Arten. Die Blätter sind klein, hart und mit einem lackartigen Überzug bedeckt und riechen bei leichter Benetzung stark nach Kreosot. Während der Trockenzeit schrumpfen sie stark zusammen und verlieren ihre leuchtend grüne Farbe. Die Grenzwerte sind:

$$O_j = 22{,}3, \quad O_{opt} = [illegible]—30 \text{ Atm.}, \quad O_{max} > 55{,}2 \text{ Atm.}$$

Fassen wir die Hydraturverhältnisse der hier besprochenen xeromorphen Pflanzen zusammen, so können wir sagen, daß bei Gruppe a, mit weichen behaarten Blättern die optimalen osmotischen Werte niedrig liegen, aber die Pflanzen vertragen starke Wasserdefizite. Sie befinden sich im aktiven Zustande nur bei günstigen Hydraturverhältnissen. Bei Gruppe b, mit harten Blättern, wird ein mittlerer Hydraturgrad immer aufrecht erhalten und die Schwankungen des osmotischen Wertes sind relativ gering. Gruppe c schließlich hat schon relativ hoch liegende optimale osmotische Werte; unter ungünstigen Bedingungen kann aber noch ein weiterer Anstieg der Zellsaftkonzentration eintreten und die maximalen Werte erreichen eine außerordentliche Höhe.

Niemals sind aber in der Wüste auf salzfreiem Boden so hohe Werte gefunden worden, wie sie in der Literatur als charakteristisch für Wüstenpflanzen dargestellt werden und wie sie notwendig sein sollen, um trockenem Boden die letzten geringen Wassermengen zu entziehen. Sobald man aber in der Arizonawüste Standorte mit Salzboden berücksichtigt, findet man auch dort die hohen Konzentrationen, die nur für Halophyten typisch sind.

Zu einer günstigen Jahreszeit (am 4. April) fand Harris z. B. folgende Werte:

Atriplex canescens . . . . — 67,5 Atm.
,, *polycarpa* . . . . — 52,0 ,,
Suaeda moquini . . . . — 34,2 ,,

Auf ganz nassem, kaum begehbarem Salzboden beim Cooper Lake (Wyoming) bestimmten wir am 23. VIII. 1930:

Salicornia herbacea . . . . — 34,2 Atm.
Suaeda erecta . . . . — 31,3 ,,

Auf etwas trockenerem Salzboden:

Sarcobatus vermiculatus . . . . — 38,0 Atm.
Atriplex oblanceolata . . . .— ca. 90,0 ,,

Bei Ten Sleep, Wyoming wurden für die letzte Art am 6. Sept. 1930 sogar ca. 100 Atm. festgestellt.

Noch höhere Werte wurden von Harris, Gortner u. a. (1924) in Utah im Juli gefunden:

Atriplex confertifolia . . . . — 153,1 Atm.
,, *nuttallii* . . . . — 169,3 ,,

Hier gibt der osmotische Wert nicht nur die Wasserverhältnisse am Standort wieder, sondern vor allen Dingen die Salzverhältnisse. Der Preßsaft enthält sehr viel Chloride (bis 93,1 g pro Liter).

Fragen wir uns nun, wie es kommt, daß nicht-halophile Wüstenpflanzen unter den extremen Bedingungen der Wüste doch noch ihre Hydratur innerhalb gewisser Grenzen aufrecht erhalten können, so sind die Ursachen sicher verschieden.

Man gewinnt durchaus den Eindruck, daß bei allen diesen xeromorphen Wüstenpflanzen unter günstigen Wasserverhältnissen die Transpirationsintensität, selbst bei sehr xeromorphen Bau keine extrem niedrige ist (vgl. dazu Schratz). Bei den Pflanzen der Gruppe b wird eine Hydraturabnahme dadurch verhindert, daß sie nur an Standorten vorkommen, wo im Boden dauernd genügend Wasser zur Verfügung steht. Wasseraufnahme und Transpiration stehen in solch einem Verhältnis, daß selbst bei extrem hoher Verdunstungskraft der Atmosphäre gefährliche Wasserdefizite nicht entstehen.

Anders verhält es sich mit den anderen xeromorphen Pflanzen. Zwar wurzeln auch sie in Bodenschichten, die, wie Wassergehaltsbestimmungen zeigen, niemals ganz austrocknen; aber der Wassergehalt sinkt während der Trockenzeit doch so stark, daß bei der großen Transpirationsintensität Wasserdefizite in den Blättern nicht zu vermeiden sind. Unter diesen Bedingungen sinkt aber mit zunehmenden Wasserdefiziten die Transpirationsintensität immer stärker ab und erreicht so geringe Werte, daß selbst die gehemmte Wasseraufnahme aus dem Boden genügt, um ein völliges Vertrocknen zu verhindern. Allerdings befinden sich die Pflanzen dabei in einem fast latentem Lebenszustande.

Unter ganz extremen Bedingungen genügt aber auch diese Transpirationseinschränkung nicht, und die Wasserverluste werden nicht gedeckt. Dann tritt eine passive Verkleinerung der Transpirationsoberfläche in Kraft. Alle Pflanzenteile, bei denen das Hydraturminimum unterschritten wird, sterben ab und vertrocknen. Erst sind es die älteren Blätter, dann auch jüngere. Schließlich bleiben nur die Knospen nach. Oft aber sterben ganze Zweige ab, ja bei Bäumen und Sträuchern ganze Äste. Dadurch wird der Wasserverbrauch immer geringer und die Wasseraufnahme genügt, um die Hydratur der letzten am Leben bleibenden Knospen aufrecht zu erhalten. Durch das Aufopfern der meisten Teile erhält das Individuum sich doch am Leben und kann nach Eintritt von günstigen Verhältnissen das Verlorene wieder ersetzen. Dieser passive Transpirationsschutz ist in der Wüste die verbreitetste Erscheinung. Es ist kaum möglich, einen größeren Strauch zu finden, der nicht viele tote Äste aufweist. Je trockener der Standort, desto häufiger wird dieser passive Schutz in Kraft treten müssen, desto mehr tote Äste lassen sich an den Sträuchern wahrnehmen.

Je älter und größer eine Pflanze ist, einen desto relativ größeren Teil kann sie opfern, ohne daß das ganze Individuum zugrunde geht. Bei kleinen Keimpflanzen sind solche Verluste viel kritischer. So kommt es, daß alte Pflanzen relativ widerstandsfähig sind, Keimpflanzen dagegen nur sehr selten und wohl nur in besonders günstigen Jahren durchkommen (Shreve 1911a). Sie sind zudem in der bodennahen Luftschicht häufig noch viel extremeren Bedingungen ausgesetzt.

8. Sukkulenten.

Physiologisch im schärfsten Gegensatz zu den eben besprochenen Typen stehen die Sukkulenten der Arizonawüste, obgleich sie mit den anderen Pflanzen am gleichen Standorte vorkommen. Sukkulenten, die unseren *Sedum*- oder *Sempervivum*-Arten ähnlich sind, fehlen der Wüstenregion ganz. Ihre Transpiration ist doch noch so groß, daß die Wasservorräte nicht für die langen Trockenzeiten ausreichen würden. Nur an der unteren Grenze der immergrünen Eichenregion, an einem Nordhang wurde einmal eine *Dudleya*-Art, die an *Sedum* erinnert, gefunden. Sie ergab einen osmotischen Wert von 5,9 Atm. Sonst tritt diese Art von Sukkulenten erst wieder in Kalifornien, an der Küste des Stillen Ozeans auf, wo die lange Sommertrockenzeit durch häufige Nebelperioden unterbrochen wird. Hier wachsen an den Felsen über der Brandungszone große Rosetten von *Cotyledon farinosa* und *Cotyledon caespitosa*, auch *Mesembryanthemum*-Arten haben sich ausgebreitet.

Die Sukkulenten der Wüstenregion, die Stammsukkulenten (Kakteen) und Blattsukkulenten (*Agave*-, *Yucca*-, *Dasylirion*- und *Nolina*-Arten)

müssen sehr viel größere Wasservorräte speichern können und mit diesen besonders sparsam umgehen. Sie sind nach außen durch eine sehr derbe Gewebeschicht abgegrenzt und wir können sie im Gegensatz zu den Crassulaceen als xeromorphe Sukkulenten bezeichnen.

Die größten Formen unter den Kakteen, wie die *Carnegiea gigantea* oder *Pachycereus Pringlei* (s. Abb. 64 und 71) können bis zu 3000 l und mehr Wasser speichern. Der Wassergehalt beträgt bis zu 91% des Frischgewichtes. Mac Dougal hat langjährige Untersuchungen über das Austrocknen der Kakteen ausgeführt. Bei einem Exemplar von *Echinocactus Wislizeni*, das 49,39 kg wog und etwa 45 kg Wasser enthielt, war die Oberfläche gleich 15 600 qcm, die Oberflächenentwicklung also gleich ein Drittel. Die Transpirationswerte waren bei wassergesättigten Exemplaren noch relativ hoch und können am Standort bis $^1/_{300}$ des Gewichtes pro Tag betragen, aber mit zunehmenden Wasserverlusten fällt die Transpiration rasch ab. Mac Dougal (1912) gibt folgende ungefähre Werte an:

Tabelle 91.

Nach einem Wasserverlust von	3,5 %	fällt die Transpirationsintensität um	23 %
	4,7 %	,, ,, ,,	30 %
	7 %		50 %
	28,6 %		93 %

Die individuellen Schwankungen sind außerordentlich groß, so daß sich keine bestimmten Transpirationszahlen nennen lassen; aber man kann sicher sagen, daß *Carnegiea gigantea* draußen am Standort 1—2 Jahre ohne Wasserzufuhr zu überdauern vermag, *Echinocactus Wislizeni* sicher 1 Jahr und die *Opuntien* vielleicht sogar 2—3 Jahre, wobei bei letzteren die alten Sprosse absterben und auf deren Kosten junge gebildet werden können, wie bei unseren *Sedum*-Arten.

Es ist bekannt, daß alle Kakteen sehr flach wurzeln und nur nach Regen Wasser aus dem Boden aufnehmen. Nur der merkwürdige *Peniocereus greggii*, der im Sandboden der Arroyos vorkommt, besitzt eine tiefgehende Pfahlwurzel (vgl. Cannon). Neuerdings ist auch durch Livingston (1907) und E. Shreve (1916) bekannt geworden, daß die Kakteen nachts stärker transpirieren als tags, und daß die Ursache dafür das abnorme Verhalten der Spaltöffnungen ist, die sich nachts öffnen und tags schließen. Über den Kohlehydratstoffwechsel der Kakteen liegt eine ausführliche Untersuchung von Spoehr vor. Auf alle diese Arbeiten sei nur hingewiesen; es würde uns zu weit führen, diese Fragen im einzelnen zu besprechen. Hier wollen wir nur die Grenzwerte der Hydratur für einige Arten nennen.

Tabelle 92.

	O_j	O_{min}	O_{opt}	O_{max}
Carnegiea gigantea (Rippenparenchym)	—	4,1 Atm.	4,7—5,8 Atm.	11,7 Atm.
Echinocactus Wislizeni (Rinde)	—	4,9 ,,	5,1 ,,	12,0 ,,
Opuntia phaeacantha-toumeyi	6,7 ,,	7,2 ,,	7,6—10,1 ,,	15,8 ,,

Auf die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze und die Beziehungen zwischen Sukkulenzgrad und Höhe des osmotischen Wertes kommen wir noch zurück (Teil III, 10). Bei den großen Wasservorräten der Kakteen und den starken Wasserverlusten, die sie während langer

Trockenperioden erleiden können, sollte man annehmen, daß die prozentualen Schwankungen des osmotischen Wertes ziemlich bedeutende sind. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Mac Dougal (1912) fand z. B. bei einer Pflanze nach einem Wasserverlust von 48,3 % einen osmotischen Wert, der unter dem normalen lag und nur 3 Atm. betrug. Die Ursache dafür ist, daß neben den langsamen Wasserverlusten, auch Verluste an Kohlehydraten durch die Atmung eintreten. Je nachdem, welcher von diesen beiden Vorgängen relativ größer ist, kann der osmotische Wert steigen oder fallen. Im Dunkeln überwiegt die Veratmung und die Konzentration sinkt, in der Sonne überwiegt die Transpiration und der osmotische Wert steigt:

Tabelle 93.

Opuntia phaeacantha-toumeyi.

Osmotischer Wert vor Versuchsbeginn	Nach einem Monat unbewurzelt trocken	
	am Standort	im Dunkeln
7,64 Atm.	11,27 Atm.	7,23 Atm.

Auf die Werte der Blattsukkulenten kommen wir weiter unten zurück. Sie liegen im allgemeinen höher als bei den Kakteen, namentlich bei den nur sehr wenig sukkulenten *Dasylirion*- und *Nolina*-Arten. Je nach der Art und je nach den Standortsverhältnissen schwanken sie zwischen 10,7 und 23,6 Atm. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist die obere Wüstenzone, hart unter der Grenze des immergrünen Eichenwaldes.

7. Die Bestimmung des Hydraturminimums und seine Ursachen.

Von allen Kardinalpunkten der Hydratur ist die Bestimmung des Hydraturminimums, d. h. des maximalen osmotischen Wertes am schwersten und am unsichersten. Es liegt natürlich nahe, diesen Wert dadurch zu bestimmen, daß man abgeschnittene Sprosse langsam welken läßt und feststellt, bei welchem Wert sie geschädigt werden. Aber man erhält in diesem Fall sehr niedrige osmotische Werte, die oft tiefer liegen als Werte, die man unter erschwerten Wasserverhältnissen draußen in der Natur an noch ganz ungeschädigten Pflanzen findet. Eine so plötzliche Unterbindung der Wasserzufuhr, wie bei abgeschnittenen Sprossen, findet in der Natur nicht statt und bei allmählich zunehmender Erschwerung der Wasserversorgung hat die Pflanze Zeit, sich in gewissem Maße umzustellen[1]). Die Verhältnisse liegen hier also analog den Temperaturwirkungen. Verweichlichte Gewächshauspflanzen sind bekanntlich sehr kälteempfindlich und werden schon bei Temperaturen getötet, die abgehärtete Pflanzen derselben Art noch gut aushalten. Man muß also versuchen, das O_{max} zu finden, indem man die osmotischen Werte bei Pflanzen draußen in der Natur bestimmt, wenn gerade die ersten Schäden durch Trockenheit festzustellen sind. Aber die Gelegenheit dazu bietet sich nicht immer. In regenreichen Jahren wartet man vergeblich auf einen günstigen Augenblick. Im Zentrum der Pflanzenverbreitung oder gegen die Arealgrenze hin, die bei zunehmender Feuchtigkeit erreicht wird, tritt die Gelegenheit dazu wohl niemals ein.

1) Vgl. dazu die Welkungsversuche von Tumanow (1930), bei denen das tödliche Wassersättigungsdefizit im Prinzip unserem Hydraturminimum entspricht.

Volk konnte z. B. zeigen, daß die pontischen Elemente in unserem Gebiet überhaupt nicht sichtlich auf die Trockenperioden reagieren. Er hat deshalb versucht, die Wasserzufuhr künstlich zu erschweren, indem er die meisten Wurzeln nahe an der Oberfläche durchschnitt, so daß die Pflanzen genötigt waren, die Wasseraufnahme mit einem kleinen Teil des Wurzelsystems zu bestreiten. Auf diese Weise gelingt es schon eher, angenäherte Maximalwerte zu erhalten.

Auch in der freien Natur werden Pflanzen, die einer plötzlichen Trockenheit ausgesetzt sind, rascher geschädigt, also niedere O_{max}-Werte zeigen, als bei langsam zunehmender Trockenheit. So zeigte es sich, daß die osmotischen Werte von Schattenpflanzen, deren Blattränder schon zum Teil vertrocknet waren, in Ungarn während einer extremen Trockenperiode niedrigere Werte aufwiesen, als relativ sonnig stehende Schattenpflanzen derselben Art, die noch ganz frisch waren, bei Heidelberg in einem normalen Jahr:

Tabelle 94.

Pflanzen-art	O_{max} in Ungarn am 20. VIII. 1928	Heidelberg
Oxalis acetosella . . .	7,8 Atm.	8,8 Atm. frisch am 12. V. 1929
Galium silvaticum .	9,1 „	9,8 „ frisch am 1. VI. 1929
Asperula odorata . .	10,9 „	8,7 „ frisch / 13,0 „ fast tot } am 16. VIII. 1929

Allerdings muß hierbei bemerkt werden, daß die niedrigen Werte aus Ungarn schon spät im Herbst gefunden wurden und es nicht ganz ausgeschlossen ist, daß die Blätter zu vergilben begannen, was immer eine Abnahme des osmotischen Wertes nach sich zieht. Äußerlich waren sie aber noch grün.

Jedenfalls müssen wir damit rechnen, daß die Kardinalpunkte der Hydratur, ebenso wie bei der Temperatur, keine für die Art ganz konstante Größen sind. Die Pflanze vermag sich innerhalb gewisser Grenzen den Verhältnissen anzupassen. Eine weitere Erschwerung kommt noch dadurch zustande, daß, wie wir weiter unten noch sehen werden, die Kardinalpunkte auch für einzelne Teile ein und derselben Pflanze oder bei ökologisch verschiedenen Individuen derselben Art nicht gleich zu sein brauchen. So ist es ja bekannt, daß Sonnenblätter eines Baumes widerstandsfähiger sind als Schattenblätter, die oberen Blätter einer krautigen Pflanze widerstandsfähiger als die älteren unteren Blätter. In allen diesen Fällen wird das Hydraturminimum ebenfalls für die verschiedenen Teile nicht das gleiche sein. Beispiele werden in Teil III, 10 gegeben. Besonders schwierig ist es, die maximalen osmotischen Werte bei den Pflanzenarten zu bestimmen, bei denen die Blätter bei Wassermangel nicht vertrocknen, sondern vergilben. Die Maximalwerte werden in diesem Falle nicht beim Absterben, sondern einige Zeit vorher, bevor das Vergilben einsetzt, erreicht.

Damit kommen wir zur Frage nach den Ursachen, die die Schädigung bei Wassermangel bedingen.

Der maximale osmotische Wert, so wie er hier definiert wurde, entspricht der Zellsaftkonzentration, bei der die Zelle ihre Lebensfähigkeit verliert und abstirbt. Es ist aber von vornherein anzunehmen, daß die einzelnen physiologischen Funktionen, wie Wachstum, Assimilation usw.

schon viel früher zum Stillstand kommen können, ohne daß die Zelle merklich geschädigt wird. Man wird also auch ein Hydraturoptimum und ein Hydraturminimum für die einzelnen Lebensfunktionen unterscheiden müssen, wie wir es bereits bei den poikilohydren Pflanzen taten. Nur für die Atmungsvorgänge ist anzunehmen, daß sie erst mit dem Leben der Zellen selbst zum Stillstand kommen, wobei natürlich noch postmortal Abbaureaktionen weiter verlaufen können.

Stets sind die synthetischen Vorgänge wohl die empfindlichsten und werden durch ungünstige Bedingungen zuerst geschädigt. Von diesen verlangen wohl die Wachstumsvorgänge die günstigsten Hydraturbedingungen. Wir können heute noch keine bestimmten Grenzwerte der Hydratur für die Wachstumsvorgänge angeben, aber die Beobachtung allein lehrt schon, daß Wachstumsvorgänge stets mit sehr niederen osmotischen Werten verknüpft sind, und daß bei geringstem Wassermangel, der durch den Anstieg des osmotischen Wertes angezeigt wird, das Wachstum gleich aufhört. Es ist anzunehmen, daß bei Pflanzen mit starken Tagesschwankungen des osmotischen Wertes die Hydraturabnahme am Tage genügt, um Wachstum zu verhindern. Das Wachstum findet dann wohl hauptsächlich nachts statt. Bei Pflanzenarten, die bestimmte Wachstumsperioden besitzen, also z. B. bei unseren sommergrünen Bäumen, sind die osmotischen Werte zur Zeit des Austreibens bei den jungen Blättern besonders niedrig und steigen bei den mehr ausgewachsenen Blättern rasch an. Wir hatten schon in Tab. 77 eine Reihe solcher O_j-Werte angegeben. Hier seien als Ergänzung noch einige andere angeführt:

Tabelle 95.

Nicht ausgewachsen		Fast ausgewachsen
Fagus silvatica	11,4 (28. IV. 1929)	13,0 (12. V. 1929), 14,7 (31. V. 1929)
Acer pseudoplatanus ..	11,8 (2. V. 1929)	
Populus pyramidalis .	10,9 (9. V. 1929)	
Larix europaea	15,7 (12. V. 1929)	
Quercus sessilis	10,2 (12. V. 1929)	17,0 (31. V. 1929)

Nun wissen wir aber, daß einige Baumarten auch eine zweite Wachstumsperiode im Sommer besitzen und die sogenannten Johannistriebe bilden. Es ist interessant, festzustellen, daß auch diese Wachstumsperiode mit einem Fallen der osmotischen Werte verknüpft ist:

Tabelle 96.

22. VI. 1929	*Fagus silvatica I*	*Fagus silvatica II*	*Quercus sessilis*
Johannistriebe	11,9	11,5	13,6
Ausgewachsene Blätter ..	14,4	13,9	18,6

Dieselbe Erscheinung können wir auch bei immergrünen Arten feststellen. Mit dem Austreiben fällt bei den Jahreskurven immer das Minimum des osmotischen Wertes zusammen, wobei um diese Zeit auch die Werte der alten Blätter häufig absinken (vgl. ! bei Abb. 31—34 u. a. m.).

Bei krautigen Pflanzen kann ebenfalls die Beobachtung gemacht werden, daß im Frühjahr, wenn sie aus dem Boden hervorkommen, die Werte am niedrigsten sind, und im Laufe der Vegetationszeit, von durch die Witterung hervorgerufenen Unregelmäßigkeiten abgesehen, ständig ansteigen.

Allerdings könnte das Fallen des osmotischen Wertes beim Wachstum auch teilweise auf den Verbrauch von osmotisch wirksamen Substanzen und deren Umwandlung in Zellwand- und Protoplasmasubstanz bedingt sein. Aber damit allein kann man die Erscheinung nicht erklären. Man müßte sonst eher erwarten, daß zu Beginn des Wachstums, wenn alle Reservestoffe mobilisiert sind, besonders hohe Werte auftreten, und daß sie dann mit fortschreitendem Wachstum und Verbrauch der Stoffe sinken und nicht ansteigen. Auch wissen wir, daß ohne reichliche Zufuhr von Wasser niemals ein intensives Wachstum zustande kommen kann. Man gewinnt deshalb durchaus den Eindruck, daß die Überschwemmung der Pflanze mit Wasser und der Anstieg der Hydratur das primäre sind, und den Anstoß zum Einsetzen der Wachstumsvorgänge geben. Da aber mit Wasser allein noch kein Wachstum erzeugt werden kann, so ist es verständlich, daß noch andere Faktoren mit herein spielen, und wir nicht jederzeit durch Zufuhr von Wasser schon Wachstum künstlich hervorrufen können.

Abb. 41. Verteilung des osmotischen Wertes auf dem medianen Längsschnitt bei *Carnegiea gigantea*. Man beachte den besonders hohen osmotischen Wert des Meristemgewebes am Vegetationspunkt (schwarze Teile verholzt).

Etwas abweichend liegen die Verhältnisse bei den Sukkulenten. Bei diesen Pflanzen dienen die älteren Pflanzenteile als Wasserspeicher, während die jungen Teile relativ wasserärmer sind. Deshalb finden wir hier auch die höheren osmotischen Werte bei jungen wachsenden Teilen[1]. Das ist bereits durch Pringsheim plasmolytisch festgestellt worden und kann auf Grund von kryoskopischen Befunden bestätigt werden. Besonders auffallend sind auch die hohen osmotischen Werte am Vegetationspunkt von säulenförmigen Kakteen (s. Abb. 41 und 42)[2].

Da die Sukkulenten das zum Wachstum notwendige Wasser in sich gespeichert haben, so ist hier Wachstum auch, im Gegensatz zu allen anderen Pflanzen, ohne Zufuhr von Wasser möglich. Trocken liegende Opuntien treiben jedes Jahr neue Triebe aus, bis die Wasserreserven erschöpft sind (Mac Dougal 1912, Newton und Martin). Es werden eben einfach die älteren Teile entleert, sie sterben ab und das Wasser wird für die jungen wachsenden Teile verwandt. Mothes hat ein ähnliches

1) Lambrecht will ganz allgemein den jüngsten Blättern die höchsten osmotischen Werte zuschreiben, aber es handelt sich bei diesen plasmolytischen Bestimmungen offensichtlich um Fehlbestimmungen. Bei jungen plasmareichen Zellen läßt sich die Grenzplasmolyse wahrscheinlich nicht genau feststellen und man erhält zu hohe Werte.

2) Vgl. auch die Werte von Mac Dougal und Long (1927).

Verhalten auch bei Tabakpflanzen beobachtet, die 6—8 Wochen ohne Wasserzufuhr am Leben bleiben konnten.

Es ist auffallend, daß wir bis jetzt überhaupt keine exakten Wachstumsmessungen von Pflanzen am natürlichen Standort besitzen. Eine Jahreskurve des Längenwachstums zusammen mit Jahreskurven für die einzelnen klimatischen Faktoren liegt nur für *Stipa pulchra* in Kalifornien von Sampson und Mc Carty vor. Der osmotische Wert ist bei diesen Untersuchungen nicht bestimmt worden, wohl aber die Zuckerkonzentration der einzelnen Pflanzenteile. Das Maximum der Wachstumskurve fällt mit einer relativ geringen Zuckerkonzentration zusammen; wieweit aber der osmotische Wert als begrenzender Faktor beim Abfall der Wachstumskurve maßgebend ist, wird sich nur durch sehr eingehende Untersuchungen feststellen lassen.

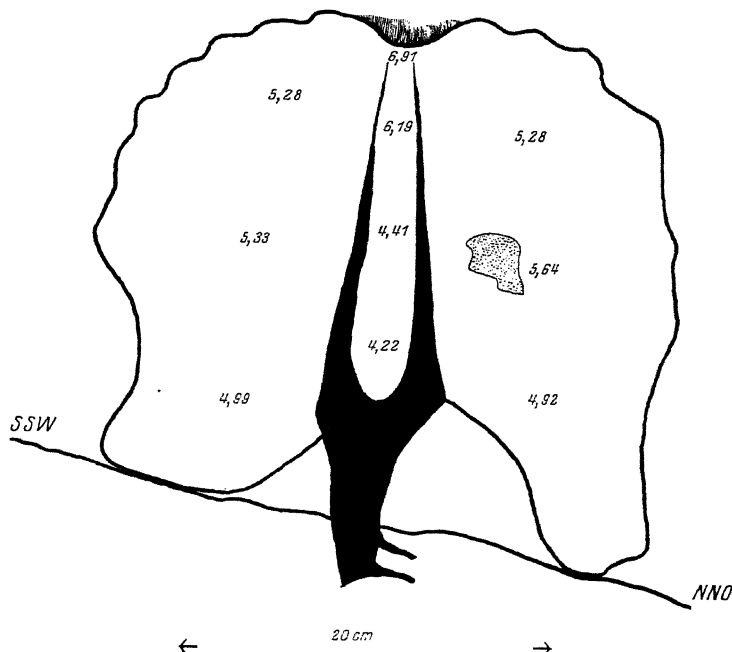



Abb. 42. Höhe des osmotischen Wertes in verschiedenen Teilen eines medianen Längsschnittes bei *Echinocactus Wislizeni*. Der höchste Wert wurde beim Vegetationspunkt gefunden. Schwarz verholztes Gewebe, punktiert abgestorbene Gewebeteile. Die Stacheln sind auf der Zeichnung weggelassen worden.

Für Bäume liegen sehr zahlreiche dendrographische Aufzeichnungen des Dickenwachstums von Mac Dougal (1924) vor. Die Abhängigkeit der Wachstumsperioden von der Temperatur und den Wasserverhältnissen ist sehr deutlich. Es ist aber interessant, festzustellen, daß direkte Beziehungen zwischen Zuwachsgrößen und den jährlichen Niederschlagsmengen nicht festzustellen sind (vgl. auch Shreve 1924). Es kommt eben nicht auf die Niederschlagsmengen an, sondern auf die Hydraturverhältnisse im Baume selbst und über diese können uns nur entsprechende Bestimmungen des osmotischen Wertes Auskunft geben.

Etwas weniger empfindlich, aber doch sehr stark vom Hydraturzustand der Pflanze abhängig ist die CO_2-Assimilation. Es liegen über diese Frage bisher nur sehr wenige Untersuchungen vor, so daß wir über das Verhalten verschiedener ökologischer Typen nur sehr mangelhaft

unterrichtet sind. Iljin, Dastur und Brilliant (zit. bei H. Walter 1929) fanden übereinstimmend, daß Wasserdefizite bei höheren Pflanzen sehr rasch zu einer Assimilationshemmung führen. Bestimmungen des osmotischen Wertes sind bei diesen Untersuchungen aber nicht ausgeführt worden. Iljin weist dabei auch darauf hin, daß diese Assimilationshemmung nicht eine vorübergehende ist, sondern nach Aufhebung des Wassersättigungsdefizites noch anhält.

Abb. 43. Die Abhängigkeit der Assimilationsintensität vom Hydraturzustande des Plasmas bei *Helodea canadensis*. × und • relative Assimilationsintensität bei verschiedener Konzentration der Außenlösung aus zwei Parallelversuchen (die Assimilation in Wasser gleich 100 gesetzt). Die Kurve zeigt die Abhängigkeit der Zellsaftkonzentration von der Konzentration der Außenlösung, wobei bei 0,35 Mol. Grenzplasmolyse angenommen wird. Man bemerkt, daß die Assimilationsintensität sich parallel mit der Zunahme des osmotischen Wertes ändert und bei etwa 0,5 Mol. den Nullwert erreicht.

Diese Befunde konnten vom Verfasser bestätigt werden, wobei eine ganz andere Versuchsanordnung gewählt wurde. Als Versuchsobjekt diente *Helodea canadensis*, bei der eine Störung der Assimilation durch eventuell eintretende Spaltenänderungen ausgeschlossen ist. Der Hydraturzustand der Zellen dieser Wasserpflanze wurde geändert, indem man die Pflanzen in osmotisch wirksame Zuckerlösungen brachte. Es zeigt sich, daß der Zucker dabei nur durch Wasserentzug wirkt, und keine chemische Nebenwirkung auf die Assimilationsprozesse ausübt. Die Abhängigkeit der Assimilation von der Konzentration der Außenlösung ist auf Abb. 43 dargestellt. Die Assimilationsintensität sinkt mit steigender Außenkonzentration erst langsam, dann von der grenzplasmolytischen Konzentration an rascher ab. Schon in einer 0,5 Mol.-Lösung ist die Assimilation gleich Null. Würden wir die Assimilationskurve in Abhängigkeit von der Konzentration des Zellsaftes darstellen, d. h. in Beziehung zum Hydraturzustand des Plasmas setzen, so bekämen wir eine lineare Funktion. Wirksam bei der Assimilationshemmung ist der Wasserentzug und nicht etwa die Plasmolyse. Dabei läßt es sich auch in diesem Falle feststellen, daß Pflanzen, die längere Zeit hindurch einem stärkeren Wasserentzug ausgesetzt waren, sich nach völliger Wassersättigung nicht wieder erholen. Selbst eine nur 15—45 Minuten andauernde Plasmolyse zeigt noch nach 5 Tagen eine Nachwirkung. Nur bei sehr geringem Wasserentzug tritt nach Sättigung bald wieder vollkommene Erholung ein[1]).

1) Gegen diese Versuche hat K. Noack in einem Referat (Zeitschr. f. Bot. 22, 409, 1929/30) eingewendet, daß 1. die Versuche nicht bei konstanten Licht- und Temperaturverhältnissen ausgeführt wurden, sondern am Tageslicht, 2. daß die verminderte Ionenbeweglichkeit der Kohlensäure in den Zuckerlösungen als Hemmungsfaktor in Frage kommen könnte und 3. daß Dastur sehr viel einfachere lineare Beziehungen zwischen Wassergehalt und Assimilationsleistung gefunden hätte. Zu 1. ist zu bemerken, daß alle Serienversuche gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen ausgeführt wurden, wobei nur die Relativzahlen und nicht die absoluten Zahlen ausgewertet wurden. Unter

Auf die engen Beziehungen zwischen Assimilationsintensität und Wasserverhältnissen bei der Kiefer machen Stålfelt und Iwanoff und Kossowitsch aufmerksam. Es ist bei diesen Versuchen allerdings nicht zu ersehen, ob an klaren, trockenen Tagen die Assimilation in erster Linie durch Spaltenschluß gehemmt wird, oder ob die Hydraturabnahme des Plasmas eine Rolle spielt. Es wäre bei solchen ökologischen Untersuchungen sehr erwünscht, wenn stets der Hydraturzustand des Versuchsobjektes bestimmt würde. Seine Kenntnis ist ebenso oder vielleicht in noch höherem Grade unentbehrlich wie diejenige des Temperaturzustandes.

Um die starke Nachwirkung eines vorübergehenden Wasserentzuges und überhaupt die Empfindlichkeit der Assimilation gegen eine Hydraturabnahme zu verstehen, können wir die neueren Befunde von Mothes heranziehen. Mothes konnte zeigen, daß das Auftreten eines Wassersättigungsdefizites sehr stark in den N-Stoffwechsel der höheren Pflanzen eingreift, und zwar tritt bei Wassermangel ein starker Eiweißabbau ein, wobei Wasserentzug durch Plasmolyse ebenso wirkt wie normaler Wasserentzug im welkenden Blatt. Überschreitet das Wasserdefizit einen gewissen Grad, so kann dieser Eiweißabbau nicht mehr rückgängig gemacht werden. Die Blätter können zwar ihren Turgor wieder gewinnen, sie vermögen aber nicht mehr zu assimilieren. Der Grenzwert des Wassersättigungsdefizites, bei dem dauernde Schädigung eintritt, liegt verschieden hoch. An ein und derselben Pflanze sind die jungen Blätter resistenter, während alte leichter geschädigt werden. Es ist auch anzunehmen, daß bei hygromorphen Formen der Abbau früher eintritt als bei xeromorphen. Mothes erwähnt z. B., daß dürreresistente Formen und immergrüne Blätter geringere proteolytische Aktivitäten zeigen. Jedoch wäre eine Erweiterung der Untersuchungen gerade in dieser Richtung erwünscht, bevor wir die Befunde in ökologischer Hinsicht genauer auswerten können. Jedenfalls scheint es uns, daß wir in dem Überhandnehmen der eiweißabbauenden Vorgänge, die auch die lebende Substanz — das Protoplasma — selbst angreifen, die Hauptursache für das Bestehen eines Hydraturminimums

---

diesen Umständen spielt die Konstanz der Außenbedingungen keine ausschlaggebende Rolle. Alle Relativkurven, die an verschiedenen Tagen bestimmt wurden, stimmen deshalb aufs beste überein, und sie stimmen auch vollkommen, was Ref. übersehen hat, mit der bei konstanten Licht- und Temperaturbedingungen in der Dunkelkammer gewonnenen relativen Assimilationskurve aus einem Kontrollversuch überein. Was den zweiten Einwand anbelangt, so ist nicht zu leugnen, daß durch den Zuckerzusatz nicht nur die Ionenbeweglichkeit herabgesetzt werden kann, sondern daß auch Verschiebungen in den komplizierten Ionengleichgewichten der Bikarbonatlösung auftreten werden. Diese Faktoren können zwar gewisse kleine Fehler in die Assimilationsbestimmung hereintragen, sie werden aber den allgemeinen Verlauf der Assimilationskurve nicht wesentlich beeinflussen und können vor allen Dingen nicht den Abfall der Assimilation auf den Nullwert und erst recht nicht das Negativwerden erklären. Außerdem bemerken wir, daß nach Rückübertragung ins Wasser die Form der Assimilationskurve unverändert bleibt. Hier aber fällt der vermeintliche Hemmungsfaktor ganz weg. Beim dritten Einwand hat Ref. nicht berücksichtigt, daß Dastur ein ganz anderes Koordinatensystem benutzt. Er gibt die Kurve für die Beziehungen zwischen Assimilation und Wassergehalt der Blätter wieder, während bei *Helodea* die Abhängigkeit der Assimilation von der Außenkonzentration der Lösung graphisch dargestellt wurde. Ref. scheint anzunehmen, daß man den Wassergehalt der Zellen direkt umgekehrt proportional der Außenkonzentration setzen darf, was aber ganz unzulässig ist. Erst nach Eintritt der Plasmolyse steigt die Zellsaftkonzentration in gleichem Verhältnis mit der Außenkonzentration an, vorher aber viel langsamer (s. Abb. 43 im Text). Wenn man das berücksichtigt, so findet man ebenso wie Dastur eine ganz einfache lineare Beziehung zwischen Assimilation und Hydratur, die annähernd proportional dem Wassergehalt gesetzt werden kann.

bei den einzelnen Pflanzenarten sehen müssen, und daß die Unterschiede in der Resistenz der einzelnen ökologischen Typen gegen eine Hydraturabnahme auf verschiedener Beeinflussung der synthetischen und proteolytischen Vorgänge beruhen.

Selbst bei den dürreresistenten Wüstenpflanzen, z. B. bei *Covillea glutinosa*, konnte beobachtet werden, daß die Blätter zwar eine lange Trockenperiode, die mit starkem Anstieg des osmotischen Wertes verbunden ist, lebend überdauern, aber sie erholen sich doch niemals vollkommen. Sie bleiben nach Einsetzen des Regens noch eine Zeitlang an den Zweigen, nehmen aber keine frische grüne Farbe an. Sie assimilieren wohl nicht mehr und fallen nach Erscheinen der jungen Triebe ab. Dieses Verhalten der Blätter nach einer Trockenperiode ist eine allgemein bei Wüstenpflanzen verbreitete Erscheinung. Es wäre deshalb außerordentlich wichtig, die genaueren Beziehungen zwischen Eiweißabbau und dem Hydraturzustande zu kennen.

Mit diesem Eiweißabbau bei Wassersättigungsdefiziten steht sicher auch die Erscheinung des Vergilbens der Blätter bei bestimmten Arten bei Wassermangel im Zusammenhang. In den meisten Fällen steigt der osmotische Wert bei Blättern mit zunehmender Trockenheit ständig an, bis die Blätter absterben und ganz vertrocknen. Bei einigen Pflanzenarten dagegen bemerkt man ein anderes Verhalten. Der osmotische Wert steigt auch hier anfangs an, fällt dann aber nach einiger Zeit wieder ab. Gleichzeitig beginnen die Blätter zu vergilben, sie werden entleert, und vor dem Absterben findet man hier die niedrigsten Werte.

Diese Erscheinung wurde unter den Wüstenpflanzen bei *Fouquieria splendens*, bei *Jatropha cardiophylla* und bei den *Opuntien* beobachtet. Sie erinnert durchaus an die Laubverfärbung bei unseren sommergrünen Laubbäumen im Herbst.

Es ist sehr auffallend, daß von den Pflanzenarten, bei denen ein Vergilben bei Wassermangel eintritt, die ersten zwei regengrüne Pflanzen sind, die normalerweise ihr Laub während der Trockenperioden verlieren. Auch die dritte ist eine Art, die, wie wir erwähnten, junge Sprosse auf Kosten von alten ohne Wasserzufuhr bilden kann. In allen diesen Fällen ist also das Absterben der Pflanzenteile sozusagen kein pathologischer Vorgang, und die in den absterbenden Organen befindlichen Stoffe werden von den übrigen Pflanzenteilen ausgenutzt, wie auch bei unseren Laubbäumen im Herbst. Im Gegensatz dazu ist bei den anderen Arten das Vertrocknen der Blätter ein pathologischer Vorgang. Er tritt nur unter der Einwirkung extremer und nicht normaler Bedingungen ein.

Wie haben wir uns aber diese Unterschiede im Verhalten des osmotischen Wertes zu erklären? Es scheint uns, daß dafür die relative Geschwindigkeit der proteolytischen Vorgänge, der Transpiration und der Stoffabwanderung maßgebend sind, sowie der Hydraturgrad, bei dem die proteolytischen Vorgänge einsetzen. Tritt der Eiweißabbau bei Wassermangel erst relativ spät ein, und ist seine Intensität gering, so überwiegen die Wasserverluste, und die Konzentration des Zellsaftes steigt an, trotzdem vielleicht bereits die proteolytischen Vorgänge und die Entleerung der Blätter beginnen. Überwiegen aber letztere und ist die Transpiration relativ gering, so wird die Abnahme der osmotisch wirksamen Substanzen und namentlich ihre Abwanderung rascher vor sich gehen als die Wassergehaltsabnahme, und die Konzentration muß infolgedessen sinken.

Als Beispiel führen wir *Fouquieria splendens* an:

Beim Austreiben besitzen die Blätter dieser Art einen osmotischen Wert von 10,4 Atm., der mit fortschreitender Entwicklung rasch ansteigt. Bei noch nicht ausgewachsenen Blättern wurden Werte von 12,0, 13,2, 14,2 und 14,4 Atm. festgestellt. Ausgewachsene Blätter haben 19—20 Atm. Der höchste Wert von 21,4 Atm. wurde bei einem Strauch gefunden, der die ersten Anzeichen des Vergilbens aufwies. Stärker vergilbte Blätter zeigten niedere Werte, wobei die Konzentration mit der Zeit immer weiter sank, so z. B. bei einem Strauch, von dem mehrere Messungen gemacht wurden:

Tabelle 97.

Osmotische Werte von *Fouquieria splendens* bei zunehmendem Vergilben der Blätter. Desert Laboratory, Tucson, Arizona.

19. X. 1929	1. XI. 1929	6. XI. 1929
16,0 Atm.	15,8 Atm.	14,6 Atm.

Der niedrigste Wert wurde bei ganz vergilbten Blättern mit 11,7 Atm. bestimmt. Dasselbe Verhalten finden wir auch bei *Jatropha cardiophylla*, einer Euphorbiacee.

Tabelle 98.

Osmotische Werte von *Jatropha cardiophylla.*

Datum		
1. XI. 1929	Strauch mit ganz frischen grünen Blättern	17,6 Atm.
	Vergilbender Strauch, letzte grüne Blätter	12,6 „
	„ „ gelbe Blätter	12,4 „
19. X. 1929	Letzte grüne Blätter an vergilbendem Strauch	11,8 „

Auch *Euphorbia heterophylla* (vgl. S. 90) zeigte ähnliche Verhältnisse:

Tabelle 99.

Osmotische Werte von *Euphorbia heterophylla.*

Datum		
22. X. 1929	Frische Blätter	— 16,9 Atm.
	Schwach geschädigt	— 16,1 „
	Deutlich vergilbend	— 15,8 „

Euphorbia Gerardiana auf den Sanddünen bei Heidelberg ergab bei künstlicher Erschwerung der Wasserversorgung, nach Volk, ebenfalls häufig einen Abfall der osmotischen Werte.

Daß bei Kakteen ein langes Aufbewahren ohne Wasserzufuhr auch unter Umständen zu einem Abfall des osmotischen Wertes führt, wurde S. 101 erwähnt. Dabei tritt stets ein Vergilben der grünen Rindenschichten ein. Wir führen hier noch einige Bestimmungen an:

Tabelle 100.

Osmotische Werte von vergilbenden Opuntien.

Art		
Opuntia phaeacantha-toumeyi	Nicht geschädigtes Sproßglied, nur Sonnenseite gelb	— 15,8 Atm.
	Stark geschädigt, Hälfte des Sproßgliedes schon vertrocknet	— 12,0 „
Opuntia phaeacantha-blakeana	Pflanze nicht geschädigt, nur Sonnenseite rot	— 14,8 „
	Pflanze geschädigt, mehrere Sproßglieder tot	— 12,8 „
	Pflanze fast tot, auch unterer Teil des untersuchten Gliedes tot	— 11,9 „

Auch *Opuntien*-Sproßglieder, die ein halbes Jahr vollkommen trocken im Glashaus lagen und stark geschrumpft, sowie eingerollt waren, ergaben nicht hohe, sondern relativ niedere Werte:

Opuntia discata	— 11,44 Atm.
„ *St. Rita*	— 12,82 „

Da es zum Teil nur von der Geschwindigkeit der Wasserverluste abhängt, ob bei Wassermangel ein Vertrocknen der Blätter eintritt oder ein Vergilben, so ist es sehr wohl möglich, daß bei ein und derselben Art, je nach den äußeren Bedingungen, die eine oder die andere Art des Absterbens zu beobachten ist. Bei unseren Laubbäumen im Herbst tritt normalerweise immer Vergilben ein, und vor dem Laubfall sind die osmotischen Werte besonders niedrig. Zu dieser Jahreszeit ist die Verdunstungskraft der Atmosphäre nur sehr gering. Wenn aber in einem abnorm trockenen Jahr starker Wassermangel im Hochsommer eintritt, so kann bei denselben Arten auch ein Vertrocknen der Blätter stattfinden. Wie im einzelnen das Vergilben der Blätter an unseren Laubbäumen im Herbste zu erklären ist, müssen genaue Untersuchungen erst zeigen. Es ist jedenfalls auffällig, daß trotz äußerer günstiger Wasserverhältnisse im Herbst die osmotischen Werte der Laubbäume vor Beginn des Vergilbens meistens relativ hoch sind. Auch Mothes sieht in den im Herbst eintretenden Sättigungsdefiziten eine der Hauptursachen des herbstlichen Laubfalles und macht auf die Bedeutung der Besonnung, die eine Transpirationssteigerung bedingt, für das Vergilben aufmerksam. Interessante Zusammenhänge zwischen Vergilben der Blätter und plötzlicher Wassergehaltsabnahme nach der Befruchtung fand van de Sande-Bakhuyzen beim Weizen.

8. Die Dürreresistenz und die Kälteresistenz der Pflanzen.

Über die Dürreresistenz der Pflanzen ist in den letzten Jahren viel geschrieben worden, aber man hat dabei meist nicht genügend betont, daß die Dürreresistenz bei den einzelnen Pflanzengruppen auf ganz verschiedenen physiologischen Eigenschaften beruht und deshalb nicht ohne weiteres vergleichbar ist (vgl. jedoch Shantz 1927).

Zunächst müssen wir die poikilohydren und die homoiohydren Pflanzen gesondert betrachten. Bei den Schimmelpilzen sahen wir, daß die Dürreresistenz oder in diesem Falle die Fähigkeit des Myzels, noch bei sehr niederen relativen Dampfspannungen im Außenmedium zu wachsen, ausschließlich von der Lage des Hydraturminimums abhängt. Würde man aber hier unter Dürreresistenz die Fähigkeit verstehen, längere Trockenheit im latenten Zustande zu überdauern, so spielt das Hydraturminimum dabei keine Rolle, sondern nur die Widerstandsfähigkeit der Dauerstadien, also der Sporen oder der Konidien gegen Trockenheit. Viele Bakterien mit widerstandsfähigen Sporen würden dann als dürreresistent zu bezeichnen sein, selbst wenn sie nur bei sehr hohen relativen Dampfspannungen zu wachsen vermögen.

Bei Luftalgen, Flechten und Moosen, sowie poikilohydren Farnen hängt die Fähigkeit, an trockenen Standorten zu wachsen, ausschließlich von der Zeitdauer ab, während der die vegetativen Zellen ein vollkommenes Austrocknen vertragen, ohne ihre Lebensfähigkeit zu verlieren. *Sphagnum*-Polster sterben sofort ab, wenn sie auch nur ganz kurze Zeit austrocknen, ebenso auch bestimmte sehr empfindliche andere Moose und Flechten. Im Gegensatz dazu befinden sich die Moose und Flechten der Wüsten- und Steppengebiete den größten Teil des Jahres im ausgetrockneten latenten Zustande und können nur während ganz kurzer Perioden aktiv sein. Es ließen sich, wie wir sahen, bisher keine Anhaltspunkte dafür finden, daß das Hydraturminimum bei den letzteren Formen bedeutend tiefer liegt als bei den empfindlichen. Wenn sie trotzdem stets ein charakte-

ristisches xeromorphes Aussehen zeigen, so kann das nur auf einer Nachwirkung der langen Trockenperioden beruhen, die im Plasma doch gewisse Veränderungen hervorrufen, selbst wenn die Pflanzen sich im latenten Zustande befinden.

Noch komplizierter liegen die Verhältnisse bei den homoiohydren Blütenpflanzen. Was haben wir hier unter Dürreresistenz zu verstehen? Soll damit ganz allgemein die Fähigkeit der Pflanzen, in Trockengebieten vorzukommen, bezeichnet werden, wie es Stocker (1928) für den Begriff „Xerophyten“ vorschlug, so wird es ein vergebliches Bemühen sein, diese Fähigkeit auf bestimmte physiologische Eigenschaften der betreffenden Pflanzen zurückführen zu wollen. Denn in jedem Trockengebiet gibt es, wenn auch nur kurze feuchte Perioden. Gelingt es den Pflanzen, ihren Entwicklungszyklus während dieser Periode zu beenden, so brauchen sie sich physiologisch in bezug auf ihren Wasserhaushalt durchaus nicht irgendwie von den Pflanzen feuchter Klimazonen zu unterscheiden. Tatsächlich gilt das auch für alle Ephemeren, die die Trockenperioden in Form von Samen überdauern oder die Geophyten, die unter der Erdoberfläche ein Ruhestadium durchmachen.

Bezeichnen wir z. B. die Winterannuellen der Arizonawüste (vgl. S. 87) als Xerophyten, nur weil sie in einem Wüstengebiet vorkommen, oder rechnen wir sie zu den dürreresistenten Pflanzen, so müßten wir diese Eigenschaften nicht nur *Erodium cicutarium*, sondern noch vielen anderen von unseren Pflanzen zusprechen, die im Winter in Arizona fortkommen könnten.

Der Ausdruck „dürreresistent“ wird auch besonders häufig für Kulturarten benützt, und die Landwirtschaft in den Trockengebieten sieht es als eine besonders wichtige Aufgabe an, dürreresistente Rassen zu züchten. Man versteht in diesem Falle darunter Rassen, mit denen man in Trockengebieten noch gewisse Ernteerträge erzielen kann, während gewöhnliche Rassen hier gänzlich versagen. Aber diese Fähigkeit, Ernteerträge in Trockengebieten zu ergeben, hat häufig auch nichts mit einer eigentlichen Dürreresistenz zu tun. Vielmehr beruht sie darauf, daß diese „dürreresistenten“ Rassen meist eine kürzere Vegetationszeit haben; sie sind bedeutend kleiner im Wuchs, gelangen aber früher zum Blühen und Fruchten und entgehen dadurch der eigentlichen Trockenzeit, oder ihr Wasserverbrauch ist geringer, so daß sie länger mit dem im Boden gespeicherten Wasser auskommen. In den meisten Fällen dürften diese Rassen auch tatsächlich etwas dürreresistenter als die gewöhnlichen Rassen sein, aber ausschlaggebend ist meistens doch die Verkürzung der Vegetationszeit. Wenn man sie mit den eigentlichen in den Trockengebieten einheimischen dürreresistenten Pflanzen vergleicht, so sieht man, daß ihre Fähigkeit, Trockenheit im aktiven Zustande zu überdauern, doch nur sehr gering ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß wir zunächst einmal genau definieren müssen, was wir unter Dürreresistenz verstehen wollen, bevor wir auf die physiologische Seite des Problems eingehen können.

Wir müssen zwischen Dürreresistenz der Art als solcher und der Dürreresistenz der Assimilationsorgane unterscheiden. Die Dürreresistenz der Art als Ganzes ist eine mehr passive Eigenschaft, und sie hängt ebenso wie bei den Moosen von der Fähigkeit ab, längere Trockenzeiten im latenten oder halblatenten Zustande zu überdauern. Das geschieht in Form von Samen oder unterirdischen Organen oder auch durch geschützte Knospen, die sich an der Erdoberfläche oder selbst über derselben befinden.

Die Assimilationsorgane werden dabei abgeworfen oder sie trocknen ab und bleiben in totem Zustande um die Knospe herum erhalten. Dieses Abwerfen kann regelmäßig eintreten, wie bei *Fouquieria*, *Jatropha* und anderen regengrünen Holzarten oder es erfolgt unter dem Zwang der Verhältnisse, indem alles abstirbt, was nicht genügend mit Wasser versorgt wird.

Diese verschiedenen Formen der passiven Dürreresistenz interessieren uns hier nicht, sie beruhen in erster Linie auf dem von der Pflanze ererbten Entwicklungszyklus. Wir wollen uns vielmehr mit der aktiven Dürreresistenz beschäftigen und verstehen unter dürreresistenten Pflanzen nur solche, die die Trockenzeit im aktiven Zustande, d. h. unter Erhaltung ihrer Assimilationsorgane überdauern. Es handelt sich also dabei nicht um die Dürreresistenz der Pflanze als Ganzes, sondern nur um die Dürreresistenz ihrer Blätter oder bei blattlosen Pflanzen ihrer grünen assimilierenden Stammorgane. Halten wir uns an diese Definition, so sind die Winterannuellen und die Sommerannuellen nicht dürreresistent, ebenso wie *Fouquieria*, die bei Einsetzen der Trockenzeit sofort ihre Blätter verliert. Dürreresistent sind dagegen die *Cacteen*, die die Regen- und die Trockenzeit unverändert überdauern.

Worauf beruht nun die Dürreresistenz der Assimilationsorgane? Wie wir bereits gesehen haben, sterben die Blätter ab, sobald der maximale osmotische Wert, d. h. das Hydraturminimum, überschritten wird. Je höher dieser maximale osmotische Wert liegt, desto später wird er unter sonst gleichen Bedingungen erreicht. Aber es ist klar, daß die Dürreresistenz nicht nur von der Lage des maximalen osmotischen Wertes abhängen kann, sondern daß sie auch durch die Geschwindigkeit bedingt wird, mit der bei verschiedenen Pflanzen der osmotische Wert unter ungünstigen Wasserverhältnissen ansteigt. Wir wollen die Eigenschaft der Pflanzen, einer Erhöhung des osmotischen Wertes während einer Trockenzeit Widerstand entgegenzusetzen, als ihr osmotisches Beharrungsvermögen bezeichnen. Dieses muß von sehr verschiedenen Faktoren abhängen: Je stärker die Transpiration, desto geringer das Beharrungsvermögen, je größer die Wasseraufnahme, desto größer auch das Beharrungsvermögen; ebenso wird letzteres erhöht durch eine starke Wasserspeicherung u. a. m.

Schematisch können wir das Abhängigkeitsverhältnis folgendermaßen darstellen:

$$\text{Dürreresistenz} = \text{maxim. osmot. Wert} \times \text{osmot. Beharrungsvermögen}$$

$$\text{Osmot. Beharrungsvermögen} = \frac{\text{Wasseraufnahme} \times \text{Wasserspeicherung}}{\text{Transpirationsintensität}}$$

wobei wir mit der Gleichung nicht eine genaue mathematische Beziehung ausdrücken wollen, sondern nur die Richtung, in der sich eine Größe verändert, wenn sich die andere erhöht oder erniedrigt. Die Dürreresistenz kann also entweder auf einem hohen O_{max} oder einem großen Beharrungsvermögen beruhen oder auf beiden. Die Kenntnis von O_{max} allein gibt uns noch keinen Begriff von der Dürreresistenz. Ebenso sieht man, daß die Transpirationsintensität nicht der Hauptfaktor ist, wie man bis jetzt immer annahm, sondern nur einer von vielen anderen Faktoren. Deshalb kann man auch auf Grund der Transpirationsgröße allein überhaupt noch nichts über die Dürreresistenz aussagen.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse diene folgendes Beispiel: Drei Pflanzenarten, *Covillea glutinosa*, *Opuntia phaeacantha* und die Sommerannuelle *Cladothrix lanuginosa*, wuchsen nahe beieinander an einem Standort auf der trockenen Bajada am Fuße des Tumamocs, auf dem das Desert

Laboratorium steht. Am 24. Sept. war der letzte Regen gefallen, bis zum 31. Dez. gab es keine Niederschläge. Die Witterungsverhältnisse waren ideal, um die Dürreresistenz dieser drei Arten zu vergleichen.

Betrachten wir die entsprechenden Kurven des osmotischen Wertes (vgl. Abb. 44), so sehen wir, daß *Covillea glutinosa* sehr deutlich auf die Trockenheit reagiert. Die Kurve steigt von 30 Atm. ziemlich rasch bis 55 Atm. an. Das osmotische Beharrungsvermögen dieser Pflanze ist also nicht sehr groß. Dafür liegt aber O_{max} sehr hoch und ist bei 55 Atm. noch nicht erreicht. Schädigungen der Pflanze traten nicht ein, sie ist als sehr dürreresistent zu bezeichnen.

Ganz anders verhält sich *Opuntia phaeacantha*. Das O_{max} dieser Pflanze ist nicht genau bekannt, dürfte aber kaum über 17 Atm. liegen,

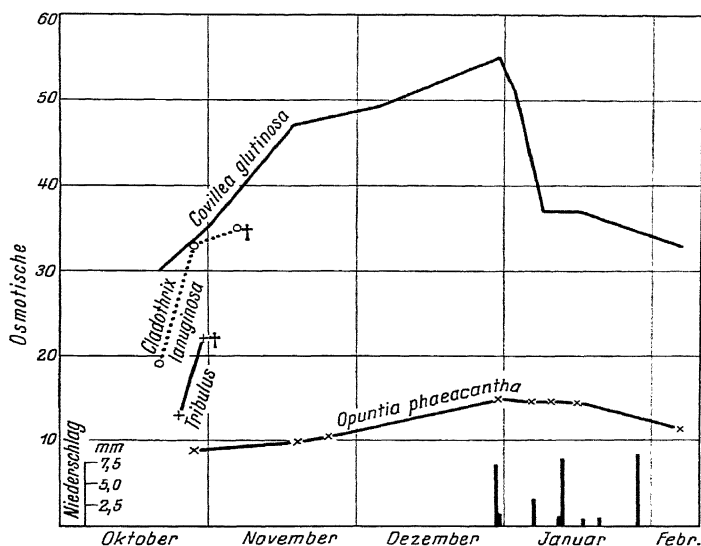



Abb. 44. Das Verhalten des osmotischen Wertes bei verschiedenen Pflanzenarten am selben Standort während einer Trockenperiode vom 24. Sept. bis 31. Dez. 1929. Bajada bei Tucson, Arizona. † Pflanze stirbt ab.

ist jedenfalls sehr niedrig. Aber die Pflanze besitzt ein außerordentlich großes osmotisches Beharrungsvermögen, das auf die geringe Transpirationsintensität und die große Wasserspeicherung zurückzuführen ist. Während der ganzen Trockenzeit stieg der osmotische Wert nur von etwa 9 Atm. bis auf 15 Atm. an. Schädigungen traten nicht ein, die Pflanze ist trotz des niederen O_{max}, infolge des großen Beharrungsvermögens, ebenfalls sehr dürreresistent.

Das letztere kann man aber nicht von *Cladothrix lanuginosa* behaupten. Zwar liegt hier O_{max} ziemlich hoch bei 35 Atm., aber das osmotische Beharrungsvermögen ist so gering, daß der osmotische Wert in 16 Tagen von 19 Atm. auf 35 Atm. ansteigt und die Pflanze abstirbt. Noch ungünstiger liegen die Verhältnisse bei *Tribulus terrestris*, der an einem anderen Standort wuchs. Beide Pflanzen sind nicht dürreresistent, sie

vermögen deshalb nur während der Sommerregenperiode zu wachsen und sterben bald nach Einsetzen der Trockenzeit ab.

Ganz ähnlich wie bei der Dürreresistenz liegen die Verhältnisse bei der Kälteresistenz. Auch hier handelt es sich nicht immer um dieselben Eigenschaften. Der Kältetod kann auf zweierlei Ursachen zurückgeführt werden. Er kann durch die niedere Temperatur direkt bewirkt werden oder auf dem Austrocknen während der Frostperiode beruhen.

Bei der direkten Wirkung handelt es sich um Schädigungen, die durch die rasche Entwässerung des Protoplasmas infolge der Eisbildung in den Interzellularen hervorgerufen werden, wobei auch mechanische Wirkungen bei der Zelldeformation oder Zerreißung durch Eiskristalle von Bedeutung sein können.

Die direkte Kältewirkung macht sich sofort bemerkbar. In der Nacht vom 29. zum 30. Okt. 1929 sank die Temperatur in der Niederung des St. Cruz-Rivers bei Tucson, Arizona, vorübergehend unter Null, und das genügte, um alle gegen Kälte empfindlichen Sommerannuellen zu töten. Es starben restlos in dem Frostgebiet ab: *Martynia louisiana*, *Tribulus terrestris*, *Trianthema portulacastrum* und *Euphorbia heterophylla*, während von *Solanum elaeagnifolium* etwa die Hälfte der Pflanzen geschädigt wurde.

Die Widerstandsfähigkeit gegen diese direkte Kältewirkung, die wir als Frosthärte der Pflanzen bezeichnen wollen, ist namentlich bei verschiedenen Getreidearten in letzter Zeit eingehend studiert worden. Dabei stützte man sich zur Beurteilung dieser Eigenschaft nicht nur auf die Ergebnisse von Feldversuchen, bei denen verschiedene Faktoren von Bedeutung sind, sondern bestimmte die Frosthärte direkt im Laboratorium in besonderen Kälteräumen. Indem wir auf die Zusammenfassung der umfangreichen Literatur von Åckerman und Maximow (1929a) und auf die neueren Arbeiten von Tumanow, Balde und Fuchs verweisen, wollen wir auf diese Frage nur so weit eingehen, als sich Beziehungen der Frosthärte zum osmotischen Wert herausgestellt haben[1]).

Es hat sich immer wieder gezeigt, daß die frostharten Getreidearten sich durch besonders hohe Zuckerkonzentration oder durch hohen Trockensubstanzgehalt des Preßsaftes, also mit einem Wort durch höheren osmotischen Wert auszeichnen; denn, wie wir wissen, beruht die Zunahme der Zellsaftkonzentration im Winter in erster Linie auf der Zunahme der Zucker- oder Nichtelektrolytkonzentration[2]). Der Parallelismus zwischen Frosthärte und osmotischem Wert ist ein fast vollkommener. Nur muß man dabei berücksichtigen, daß beide Größen im Laufe eines Jahres starken Schwankungen unterworfen sind.

Selbst so frostharte Pflanzen wie viele *Coniferen*, die im Winter außerordentlich hohe Kältegrade vertragen, werden, wie wir sahen, im Sommer leicht durch plötzliches künstliches Gefrieren abgetötet. Dasselbe

1) Eine sehr gute kurze Zusammenfassung des ganzen mit der Kälteresistenz im Zusammenhange stehenden Fragenkomplexes ist soeben in russischer Sprache von Tumanow erschienen: Simostojkost Rastenij (Moskau-Leningrad 1931). Besonders eingehend wird hier die Frosthärte der Pflanzen behandelt.

2) Besonders klar gehen diese Beziehungen auch aus der während des Druckes erschienenen Arbeit von J. J. Tumanow, Das Abhärten winterannueller Pflanzen gegen niedrige Temperaturen (Phytopathol. Zeitschr. **3**, 303, 1931) hervor. Die Faktoren, die den osmotischen Wert erhöhen, wie Licht, niedrige Temperatur und Wasserentzug, machen die Pflanzen frosthärter. Auch die größere Widerstandsfähigkeit ausgereifter Triebe steht wohl mit dem geringeren Wassergehalt und höheren osmotischen Wert im Zusammenhang.

gilt auch für Getreidearten. Erst durch einen Abhärtungsvorgang vor Eintritt der eigentlichen Frostperiode werden sie frosthart. Während dieses Abhärtungsvorganges vollzieht sich auch die Erhöhung des osmotischen Wertes. Es geht deshalb nicht an, daß man zur Feststellung der Beziehungen zwischen der Frosthärte und dem osmotischen Werte sich nur mit einzelnen stichprobenartigen Bestimmungen des letzteren während der warmen Jahreszeit begnügt. Vielmehr wird man auch hier verlangen müssen, daß die gesamte Jahreskurve des osmotischen Wertes vorliegt. Denn es hat sich herausgestellt, daß bei frostharten Sorten während der Abhärtungsperiode der osmotische Wert sehr viel rascher ansteigt als bei wenig widerstandsfähigen Sorten und bei Erhöhung der Außentemperatur im Gegensatz dazu bei frostharten sehr viel langsamer abfällt (Govorov — zit. nach Maximow, Tumanow).

Legen wir uns die Frage vor, auf welche Weise eine Steigerung des osmotischen Wertes die Erhöhung der Frosthärte bedingen kann, so ist es schwer, darauf eine bestimmte Antwort zu geben. Es wird meistens darauf hingewiesen, daß eine erhöhte Zellsaftkonzentration die beim Gefrieren der Pflanzen gebildete Eismenge herabsetzen muß, wobei ein größerer Teil des Zellsaftes im ungefrorenen Zustande verbleibt. Auch eine chemische Schutzwirkung wird häufig herangezogen.

Diese Faktoren können alle von Bedeutung sein. Es scheint uns aber doch, daß schon die durch die Konzentrationserhöhung bedingte Hydraturverminderung des Protoplasmas dessen Widerstandsfähigkeit gegen irgendwelche mechanische oder chemische Einwirkungen stark erhöhen muß und somit auch eine größere Frosthärte bedingt. Wir wissen, daß wasserarme hydrophile Kolloide unter sonst gleichen Bedingungen immer schwerer zur Koagulation zu bringen sind als wasserreiche.

Die hier angeführten Beziehungen zwischen osmotischem Wert und Frosthärte gelten nur, wenn man nahe verwandte Arten vergleicht, sonst nicht. Die Sommerannuellen der Arizonawüste erwiesen sich als außerordentlich frostempfindlich, obgleich die osmotischen Werte vor Eintritt des Frostes bei diesen Pflanzen zum Teil sehr hoch waren. Vor der Frostnacht am 29. Okt. 1929 und nach derselben am 30. Okt. 1929 wurden folgende Werte festgestellt:

Tabelle 101.

Osmot. Werte von sommerannuellen Arten vor und nach der Frostnacht am 29./30. Okt.

	29. X.	30. X.	Zustand nach dem Frost
Martynia louisiana	9,3 Atm.	10,6 Atm.	Blätter turgorlos, tot.
Euphorbia heterophylla	15,6 „	16,7 „	Pflanzen starben später alle ab.
Tribulus terrestris	21,7 „	tot	
Trianthema portulacastrum	30,9 „	tot	
Solanum elaeagnifolium 12^{00}	18,4 „	19,8 „ (um 7^{30})	Pflanzen blieben am Leben, aber durch Frost vollständige Sättigung nachts verhindert und Morgenwert relativ hoch.
Solanum elaeagnifolium 15^{30}	20,3 „		

Wir sehen daraus, daß bei der Frosthärte auch eine spezifische Empfindlichkeit des Plasmas mit eine Rolle spielt, die bei tropischen Arten sehr groß ist und bei sonst gleichartigen nordischen Pflanzen fehlt oder sich nur in geringem Maße bemerkbar macht. Es ist ja bekannt, daß

tropische Arten zum Teil schon bei Temperaturen über 0° C geschädigt werden.

Wir wollen uns jetzt etwas näher mit der mehr indirekten Kältewirkung beschäftigen, die sich bei lang anhaltenden Frostperioden bemerkbar macht und darauf zurückzuführen ist, daß Pflanzen im gefrorenen Zustande immer noch Wasser verlieren, wobei dieses nicht durch das Wurzelsystem ersetzt werden kann. Es handelt sich also um ein langsames Austrocknen der Blätter. Es zeigt sich, daß wir diese Widerstandsfähigkeit gegen indirekte Kältewirkung, die wir als Kälteresistenz bezeichnen wollen, gleich der von uns besprochenen Dürreresistenz setzen können. Auch sie hängt ab einmal von O_{max} und das andere Mal von dem osmotischen Beharrungsvermögen, das aber jetzt fast ausschließlich durch die winterliche Transpirationsintensität bedingt wird, da eine Wasseraufnahme und Wasserleitung während der Kälteperiode kaum in Frage kommt. Deshalb hat man auch in diesem Falle viel engere Beziehungen zwischen Kälteresistenz und winterlicher Transpiration gefunden (Iwanow, Gordjagin — zit. bei H. Walter 1929c). Wie wir bereits ausführten, sind die Maximalwerte im Winter (O_{max}^{wi}) und im Sommer (O_{max}^{so}) nicht dieselben. Zur Beurteilung der Kälteresistenz müssen wir natürlich nur O_{max}^{wi} heranziehen.

Als Beispiel für das verschiedene Verhalten der Pflanzen wählen wir wieder drei Arten und bestimmen den Verlauf der Kurven ihrer osmotischen Werte bei Heidelberg während des außergewöhnlich kalten Winters 1928/29.

Wir betrachten zunächst die Kurven von *Hedera helix* und *Pinus silvestris* (Abb. 45). Sie zeigen beide im Laufe des Januars und des Februars einen ständigen langsamen Anstieg und verlaufen fast genau parallel. Das osmotische Beharrungsvermögen ist also in beiden Fällen ziemlich gleich. Sehr verschieden ist aber das O_{max}^{wi}. Anfang März haben beide Kurven fast 25 Atm. erreicht, damit ist aber der Maximalwert von *Hedera* überschritten, und die Blätter dieser Pflanze sterben ab. Bei *Pinus* dagegen liegt der Maximalwert viel höher. Es tritt keine Schädigung ein, die Kurve fällt nach Eintritt des Tauwetters ab und erreicht ihr Maximum Ende Mai beim Austreiben der jungen Triebe.

Obgleich also in diesem Falle das osmotische Beharrungsvermögen ganz gleich ist, so ist die Kälteresistenz von *Pinus silvestris* viel größer als diejenige von *Hedera*, weil der Maximalwert bei *Pinus* höher liegt.

Ganz anders verhält sich der submediterrane *Buxus sempervirens*. Das osmotische Beharrungsvermögen ist im Winter bei dieser südeuropäischen Pflanze sehr gering. Die Kurve steigt steil an. Vorübergehendes Tauwetter am Tage ruft jedesmal einen starken Abfall der Kurve hervor. Ende Februar ist der Höchstwert mit 73 Atm. erreicht. Dieser Wert scheint nahe dem Maximalwert zu liegen; denn es ließen sich gerade die ersten Schäden an einzelnen Blättern feststellen. Doch trat gleich darauf Tauwetter ein und die Kurve fiel ab. Bei einer nochmaligen Frostperiode im März ließ sich ein abermaliger vorübergehender Anstieg feststellen; der Abfall geht dann im Laufe des Frühjahres weiter; das Minimum wird wieder zur Zeit des Austreibens Anfang Mai erreicht.

Das osmotische Beharrungsvermögen von *Buxus* ist im Winter nur gering, aber der osmotische Maximalwert ist sehr hoch. Deshalb ist die

Kälteresistenz auch ganz beträchtlich und liegt zwischen derjenigen von *Pinus silvestris* und *Hedera helix.*

Pinus, *Hedera* und *Buxus* sind zugleich auch Vertreter von drei verschiedenen Typen immergrüner Pflanzen der außertropischen Zone. Ähnlich wie *Pinus* verhalten sich die meisten Nadelbäume. Viele Vertreter sind außerordentlich kälteresistent, da O_{max}^{wi} sehr hoch liegt und das osmotische Beharrungsvermögen im Winter groß ist. Sie reichen deshalb auch als Waldbäume am weitesten nach Norden. Die Trockenresistenz

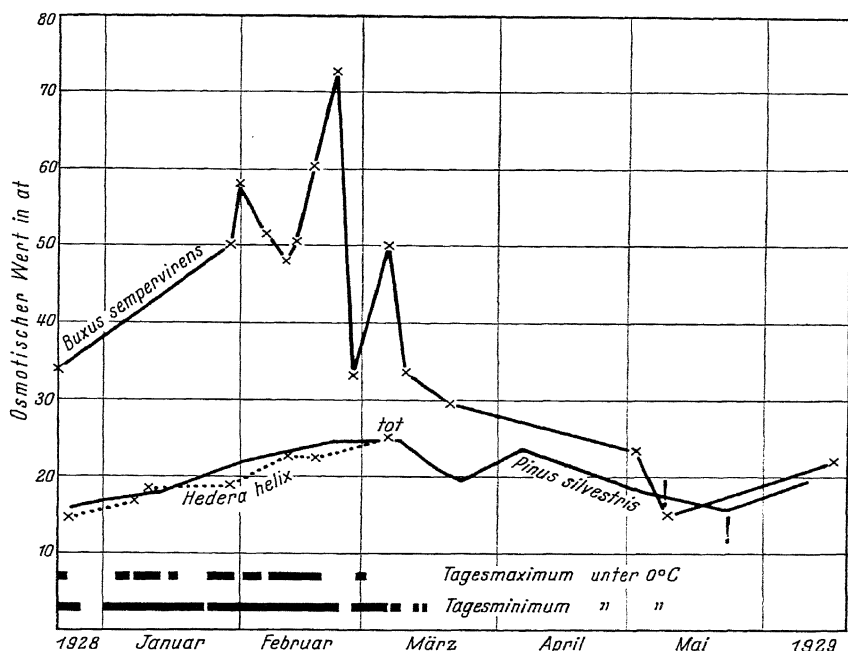



Abb. 45. Das Verhalten des osmotischen Wertes von drei immergrünen Arten während einer extremen Kälteperiode. ! — Zeitpunkt des Austreibens von *Buxus* und *Pinus*; tot = Absterben der *Hedera*-Blätter. Die Tage mit Temperaturmaximum, resp. -minimum, unter 0° C sind unten schwarz eingetragen. Nähere Erläuterung im Text.

im Sommer ist dagegen bei diesen Formen ziemlich gering, was vielleicht mit der flachen Bewurzelung zusammenhängt, wie z. B. bei der Fichte. Unsere Kiefer ist sowohl kälteresistent als auch dürreresistent. Ihr Verbreitungsareal ist infolgedessen sehr groß. Bei anderen Koniferen ist dagegen die Dürreresistenz stärker ausgeprägt als die Kälteresistenz. Vielleicht ist die winterliche Transpiration bei diesen Arten relativ hoch oder O_{max}^{wi} relativ niedrig. Sie meiden Kältegebiete, vertragen aber längere Trockenheit gut (z. B. *Pinus pinea*).

Hedera ist ein Vertreter der immergrünen Laubpflanzen mit atlantischer Verbreitung, bei denen die Maximalwerte sowohl im Sommer als auch im Winter relativ niedrig sind. Sie vertragen weder größere Trockenheit noch längere Kälte und ziehen deshalb das ozeanische milde Klima vor

(*Ilex, Sarrothamnus, Ulex, Helleborus foetidus, Erica tetralix* usw.). Hierher gehören auch die immergrünen Zwergsträucher der Hochmoore (vgl. die osmotischen Werte bei Firbas 1931), der unteren alpinen Stufe und der arktischen Region. Zum Teil gehen diese viel weiter nach Norden als die Koniferen und weit über die Baumgrenze im Hochgebirge hinaus, aber doch nur dann, wenn sie infolge ihres niederen Wuchses im Winter regelmäßig durch eine Schneedecke vor Wasserverlusten geschützt sind. An und für sich sind alle diese Arten sehr wenig kälteresistent und erfrieren ohne Schneeschutz sehr leicht (vgl. Gams 1931). Was ihre Trockenresistenz anbelangt, so vertragen sie eine hohe Verdunstungskraft der Atmosphäre wohl bedeutend besser als eine stärkere Austrocknung der oberen Bodenschichten und besiedeln deshalb gerne trockenere Standorte in relativ humiden Gebieten (z. B. *Ericetum carneae* der Alpen, Heiden auf Sandboden). Es wäre interessant, die Ericaceen dieser Gruppe mit den echt mediterranen Ericaceen vergleichend ökologisch zu untersuchen. *Buxus sempervirens* schließlich leitet zu der dritten Gruppe der mediterranen Hartlaubhölzer über, die gar nicht kälteresistent, dafür aber trockenresistent sind. Die Maximalwerte liegen wohl relativ hoch, aber das Beharrungsvermögen im Winter ist gering, im Sommer dagegen sehr groß, was auf die tiefe Bewurzelung und vielleicht gute Transpirationsregulierung zurückzuführen ist. Diese Pflanzen vertragen eine lange Trockenperiode, kommen aber nur in Gebieten vor, in denen jährlich wenigstens eine ausgiebige Regenperiode dafür sorgt, daß in tieferen Bodenschichten das ganze Jahr hindurch genügend Wasser vorhanden ist. Werden die Wasserverhältnisse ungünstiger, so daß im Bodenprofil in einer bestimmten Tiefe der tote Boden beginnt, den das Niederschlagswasser nicht erreicht, so hört die Hartlaubformation auf und an ihre Stelle treten Steppen- oder Wüstengesellschaften.

Im Anschluß an die Besprechung der Dürre- und Kälteresistenz müssen wir auch auf die „bound water"-Theorie kurz eingehen. Sie spielt namentlich in amerikanischen und russischen Arbeiten eine große Rolle. Nach dieser Theorie soll das durch Kolloide gebundene Wasser die Pflanzen widerstandsfähiger machen.

Die sich auf diese Frage beziehende Literatur ist von Maximow (1929a) zusammengefaßt worden. Außerdem sei auf die soeben von Newton und Martin veröffentlichte Arbeit verwiesen. Wir wollen hier auf diese Frage nur eingehen, weil es scheint, daß mit dem Ausdruck „bound water" nicht genügend klare Begriffe verbunden sind und daß die vielen Messungen Zahlenwerte ergeben, aus denen eigentlich nichts in bezug auf die Bedeutung der Kolloide geschlossen werden dürfte.

Vielleicht ist dieser Umstand darauf zurückzuführen, daß alle diesbezüglichen Untersuchungen nicht von einer bestimmten physiologischen Vorstellung der physikalisch-chemischen Verhältnisse in der Pflanzenzelle ausgingen, sondern in erster Linie praktischen Zwecken dienen sollten. Es galt ein Merkmal zu finden, das uns erlauben würde, frost- oder dürreresistente Kultursorten von weniger resistenten leicht zu unterscheiden und so dem Pflanzenzüchter seine Arbeit zu erleichtern.

Drei verschiedene Methoden wurden angewandt, um das durch Kolloide in lebenden Pflanzen „gebundene Wasser" zu bestimmen. Als erste sei die Dilatometermethode genannt. Frische Blätter werden in ein mit Benzin oder Petroläther gefülltes Gefäß gebracht und dieses unter den Gefrierpunkt der Blätter abgekühlt. Wenn das Pflanzengewebe gefriert,

so tritt eine Volumzunahme der Blätter ein, die an einer Kapillare abgelesen werden kann. Aus der Volumzunahme läßt sich der Teil des im Blatte befindlichen Wassers bestimmen, das in Eis übergeführt worden ist. Dieses Wasser soll freies Wasser sein, das übrige soll durch die in der Pflanze befindlichen Kolloide gebunden sein. Ganz abgesehen davon, daß durch das Eintauchen in Benzin oder Petroläther die Blätter unweigerlich absterben müssen, wobei die Plasmakolloide koagulieren, ist nicht einzusehen, wie durch diese Methode das durch Kolloide gebundene Wasser festgestellt werden soll. Vielmehr handelt es sich um eine unnütz komplizierte Art der Bestimmung der Zellsaftkonzentration. Wenn z. B. nach Rosa (Maximow 1929a) bei einer Abkühlung auf —5° C nicht abgehärtete Blätter 16,1% „gebundenes" Wasser ergeben und stark abgehärtete 42%, so wird wohl niemand annehmen wollen, daß in letzteren tatsächlich von den nur in relativ geringer Menge in Blättern vorhandenen Kolloiden 42% Wasser mit einer Kraft von 60 Atm. gebunden sind. Vielmehr folgt aus diesen Zahlen nur, daß die Zellsaftkonzentration zu Beginn etwa 13 Atm. betrug und durch das Abhärten bei niederen Temperaturen eine erhebliche Steigerung der Zellsaftkonzentration auf etwa 30 Atm. eingetreten ist. Daß so hohe Konzentrationen bei Kohlpflanzen vorkommen, zeigt eine Messung des osmotischen Wertes, die zur Winterzeit bei Heidelberg 27,2 Atm. ergab (am 21. Febr. 1929).

Besonders interessant ist im Zusammenhang mit dieser Frage die Untersuchung von Lebedincew (1930). Zunächst geht aus dieser Arbeit deutlich hervor, daß eine Zunahme der „gebundenen" Wassermenge stets dann eintritt, wenn mit einer Steigerung des osmotischen Wertes gerechnet werden kann. Sodann ergeben aber auch gleichzeitige Bestimmungen des osmotischen Wertes und der „gebundenen" Wassermenge, daß tatsächlich fast das gesamte „gebundene" Wasser auf das Vorhandensein von osmotisch wirksamen Substanzen im Zellsafte zurückzuführen ist und daß nur wenige Prozente auf die Kolloide entfallen, wobei auch hier noch die Berechnungen nicht als ganz sicher gelten können. Unter diesen Umständen scheint uns also die kryoskopische Methode viel geeigneter zur Bestimmung der Zellsaftkonzentration zu sein, wobei man natürlich stets darauf achten muß, daß der Preßsaft aus sicher abgetöteten Zellen gewonnen wird und daß einer einzigen Bestimmung kein zu großer Wert beigemessen werden kann. Schon die Zahl der bisher mit dem Dilatometer ausgeführten Bestimmungen ist viel zu gering, um daraus weitgehende Schlüsse ziehen zu können. Die „gebundenen" Wassermengen werden ja genau denselben Schwankungen ausgesetzt sein wie die osmotischen Werte.

Die zweite Methode wurde von Newton angewandt. Er bestimmte die Preßsaftmenge, die man aus lebenden Blättern von verschieden resistenten Getreideblättern unter einem Druck von 350—600 Atm. auspressen kann. Er fand, daß sich nur ein geringer Teil des Wassers abpressen läßt, und zwar ein desto geringerer, je kälteresistenter die Sorte war. Bei dürreresistenten Arten konnte er einen solchen Parallelismus nicht feststellen. Der ausgepreßte Saft besaß eine sehr niedrige Konzentration. Diese Bestimmungen bestätigen die allgemeine Regel, daß es nicht möglich ist, aus lebenden unzerkleinerten Blättern richtigen Preßsaft zu gewinnen. Wir führten auch bereits aus, daß dafür sicher rein mechanische Ursachen maßgebend sind, indem die Filtrationswiderstände so groß sind, daß das Wasser einfach nicht heraus geht. Es ist sehr gut möglich, daß frostresistente Sorten, die sich durch einen etwas xeromorpheren Bau auszeichnen

dürften, einen höheren Filtrationswiderstand dem Auspressen entgegensetzen, wodurch sich der gefundene Parallelismus zwischen Preßsaftmenge und Frostempfindlichkeit ergeben müßte. Nur sagen diese Zahlen wiederum nichts über die durch die Kolloide in den Pflanzenzellen „gebundene" Wassermenge aus und noch weniger über die Kraft, mit der das Wasser gebunden ist. Man darf durchaus nicht annehmen, daß alles im Preßkuchen verbliebene Wasser nun auch mit einer Kraft von 600 Atm. zurückgehalten wird. Wäre das der Fall, so dürfte die relative Dampfspannung des Preßkuchens nur etwa 60% betragen, und der Preßkuchen würde in einem Zimmer mit 70% Feuchtigkeit nicht austrocknen, sondern müßte an Gewicht zunehmen!

Auch bei den Untersuchungen von Meyer (1928) an *Pinus rigida*-Nadeln dürfte das „gebundene" Wasser in erster Linie darauf zurückzuführen sein, daß die Filtrationswiderstände im Winter und im Sommer beim Auspressen von lebenden Nadeln nicht gleich sind. Es ist z. B. durchaus möglich, daß im Winter bei einer geringeren Hydratur des Plasmas dessen Durchlässigkeit für Wasser geringer ist. Die großen jahreszeitlichen Unterschiede der erhaltenen Preßsaftmenge beim Auspressen von Nadeln, die vorher in einer Eissalzmischung zum Gefrieren gebracht waren, beruhen darauf, daß das Eissalzgemisch zum Abtöten im Sommer zwar genügt, aber nicht im Winter. Die im zweiten Fall lebend gepreßten Nadeln geben natürlich weniger Preßsaft ab, als im ersten Falle, ohne daß „gebundenes" Wasser vorzuliegen braucht.

Die dritte Methode ist ebenfalls hauptsächlich von Newton angewandt worden:

Lebende Blätter werden fein zerrieben und der Pflanzenbrei möglichst ohne Druck ausgepreßt. Beim Preßsaft wird der Trockensubstanzgehalt und die Gefrierpunktserniedrigung bestimmt, darauf wird so viel Rohrzucker zum Preßsaft hinzugefügt, daß eine molare Rohrzuckerlösung entsteht. Man sollte erwarten, daß die Gefrierpunktserniedrigung der im Preßsaft gelösten Rohrzuckerlösung der Summe der Gefrierpunktserniedrigungen einer molaren Zuckerlösung (— 2,085° C) und derjenigen des Preßsaftes entspricht. Tatsächlich ist sie aber größer, und aus dieser Differenz wird nun die Menge des durch Kolloide „gebundenen" Wassers berechnet. Vorversuche mit Kolloiden, wie Gelatine, Agar, Gummi arabicum u. a. zeigten, daß tatsächlich solch eine zusätzliche Gefrierpunktserniedrigung durch Kolloide bewirkt wird, und zwar bei Verwendung von Saccharose in höherem Maße als bei Verwendung von Glukose. Als Maximalwerte wurden berechnet in 5,43% Gelatinelösung — 5,5% „gebundenes" Wasser, in 8,81% Agarlösung — 7,2% „gebundenes" Wasser und in 16,43% Gummi arabicum — 11,4% „gebundenes" Wasser. Die zusätzlichen Gefrierpunktserniedrigungen betragen in diesen drei Fällen 0,010°, 0,067° und 0,148° C, waren also sehr gering, so daß die Kraft, mit der das Wasser „gebunden" war, wohl auch nur als sehr gering zu veranschlagen ist.

Gegen die Anwendung dieser Methode bei Pflanzenpreßsaft ist Verschiedenes einzuwenden. Zunächst sind in Preßsäften Kristalloide vorhanden, und bei Zugabe von Zucker zu Zuckerlösungen werden wir auch schon solch eine zusätzliche Gefrierpunktserniedrigung feststellen können, da der osmotische Wert nicht proportional, sondern rascher als die Konzentration steigt[1]). Tatsächlich sieht man aus den Zahlen von Newton,

1) Der osmotische Wert einer Rohrzuckerlösung, die 0,5 Mol. in 1000 g Wasser enthält, ist gleich 12,748 Atm. Gibt man zu dieser Lösung noch 0,5 Mol. Rohrzucker

daß nach Dialyse — d. h. Entfernung aller Kristalloide aus dem Preßsaft — die Menge des berechneten „gebundenen“ Wassers meistens stark abfällt. Newton will dafür in erster Linie die Abnahme der Hydratation der Kolloide nach dem Dialysieren verantwortlich machen.

Vor allen Dingen scheint uns aber, daß der Preßsaft, den Newton verwendet, durchaus nicht, wie er annimmt, uns die richtige Zusammensetzung des gesamten Zellinhaltes, d. h. Plasma + Zellsaft, wiedergibt. Er weist darauf hin, daß jede geringste Abweichung von den zur Gewinnung des Preßsaftes gegebenen Vorschriften sofort eine Änderung in der Zusammensetzung des Preßsaftes nach sich zieht. Es ist somit ein Preßsaft von ganz willkürlich festgelegter Zusammensetzung. Zudem ist es unvermeidlich, daß durch das feine Zerreiben die Zellen getötet werden und das Plasma koaguliert. Diese Kolloide gehen daher in den Preßsaft gar nicht über. Auch sonst werden im Preßsaft lösliche Kolloide und Zellsaft vermischt sein, die in der Zelle selbst getrennt waren. Betrachten wir z. B. den Fall einer *Opuntia* mit sehr schleimigem Preßsaft und infolgedessen auch mit dem höchsten Prozentsatz an gebundenem Wasser (16,6%). Hier ist der Schleim vorher im normalen Gewebe in bestimmten Schleimzellen, die zwischen den chlorophyllhaltigen Geweben isoliert liegen, enthalten Erst nach dem Zerreiben fließt der Schleim aus und gelangt in den Preßsaft, wodurch „gebundenes“ Wasser festgestellt werden kann.

Es soll nicht bestritten werden, daß die Methode der Feststellung dieses „gebundenen“ Wassers von praktischer Bedeutung für den Pflanzenzüchter sein kann, ebenso wollen wir auch nicht die Bedeutung der Kolloide für den Wasserhaushalt der Pflanzen leugnen, nur scheinen uns die benutzten Methoden nicht zu genügen, um darauf eine Theorie der Frost- oder Dürreresistenz der Pflanzen aufzubauen. Vor allen Dingen ist zu verlangen, daß nur mit klaren Begriffen und einer deutlichen Vorstellung von den Verhältnissen in der Pflanzenzelle gearbeitet wird. Es muß stets beachtet werden, daß die von Kolloiden bei der Quellung aufgenommene Wassermenge noch nichts über die Kräfte aussagt, mit denen dieses Wasser gebunden wird. Man läßt sich nur zu leicht durch die große Wassermenge täuschen, die Kolloide aufnehmen können, und doch wird der weitaus größte Teil dieses Wassers nur sehr locker von den Kolloiden festgehalten. Das Wasser wird leicht abgegeben und kann nicht gegen äußere Saugkräfte aufgenommen werden. Nicht auf die Wassermenge kommt es in den meisten Fällen an, sondern auf den Wasserzustand — die Hydratur, von der das Gefälle und die Wasserbewegung abhängt.

9. Die Hydratur der Pflanze als begrenzender Verbreitungsfaktor.

Wir hatten bereits ausgeführt, daß unter günstigen Wachstumsbedingungen die Pflanzen relativ niedere osmotische Werte aufweisen, die um den Optimalwert herum liegen. Jede Verschlechterung der Wachstumsbedingungen, wie sie namentlich bei Wassermangel eintreten, führt zu einer Steigerung des osmotischen Wertes über den optimalen Wert hinaus.

dazu, so müßte man einen osmotischen Wert von 25,496 Atm. erhalten; tatsächlich beträgt er 26,638 Atm. Fügt man die Korrektur für das Hydratwasser der Saccharose ein, so kommt man doch nur auf 26,2 Atm.

Aus dieser Feststellung folgt, daß wir gewisse Beziehungen zwischen der Höhe des osmotischen Wertes und der Verbreitung der Pflanzen erwarten dürfen.

Betrachten wir das Areal einer Pflanze, so müssen wir annehmen, daß die Wachstumsbedingungen für diese Art im Zentrum ihres Verbreitungsgebietes A relativ günstig sind und daß mit Annäherung an die Arealgrenzen die Wachstumsbedingungen immer ungünstiger werden (Abb. 46). Deshalb müssen wir auch erwarten, daß die Pflanzenart im Zentrum ihres Verbreitungsgebietes relativ niedere osmotische Werte aufweisen wird, und daß diese zu den Arealgrenzen zu ansteigen. Dort, wo regelmäßig in bestimmten Zeitabständen der Maximalwert erreicht wird, liegt auch die Grenze der Existenzfähigkeit für die betreffende Art, damit auch die Grenze ihres Vorkommens. Selbstverständlich gelten diese Überlegungen nur für die Arealgrenzen, die durch einen den osmotischen Wert beeinflussenden Außenfaktor bedingt werden, d. h. durch Trockenheit oder auch durch Kälte. In anderen Fällen trifft das nicht zu. So zeichnen sich die pontischen Arten im Flugsandgebiet bei Heidelberg nahe ihrer Westgrenze gegen das ozeanische Gebiet hin durch besonders niedere und nicht hohe Werte aus. In diesem Falle wird die Arealgrenze also sicher nicht durch den osmotischen Wert bedingt, sondern durch das Fehlen von entsprechenden alkalischen Sandböden weiter westwärts oder durch das Unterliegen im Wettbewerb mit besser dem ozeanischen Klima angepaßten atlantischen Pflanzenarten.

Abb. 46. Schematische Darstellung des Areals einer Pflanzenart. Der osmotische Wert ist im Zentrum der Verbreitung relativ am niedrigsten und steigt im allgemeinen in der Richtung der Pfeile zu den Arealgrenzen hin an.

Es war bisher leider nicht möglich, gleichzeitige Probenentnahmen aus dem ganzen Arealgebiet einer Pflanzenart vorzunehmen und die osmotischen Werte zu vergleichen, um die eben erwähnte Annahme über die Beziehungen zwischen Verbreitung der Arten und der Höhe ihrer osmotischen Werte nachzuprüfen. Solche Bestimmungen wären nur bei Zusammenarbeit von vielen Untersuchern durchzuführen.

Die folgenden Beispiele beziehen sich deshalb nur auf Mikroareale, d. h. auf kleine Gebiete, in denen durch lokale Bedingungen die Pflanzen eine lokale Verbreitungsgrenze erreichen.

Solche Verhältnisse trifft man häufig schon auf ganz kleinem Raume an. In den Niederungen der Arizona-Wüste zu beiden Seiten der Flußläufe, in den sogenannten „flood plains“, schwankt der Wassergehalt des Bodens und somit auch die Zusammensetzung der Pflanzendecke schon in Abhängigkeit von ganz kleinen Unterschieden des Mikroreliefs. In den kleinsten Mulden bleibt das Wasser nach einem Gewitterguß in Form von großen Wasserlachen stehen und kann hier tiefer in den Boden eindringen, während es ringsherum rasch wieder abtrocknet. Deshalb sieht man oft um diese Mulden herum eine zonale Anordnung der Vegetation. Eine solche Mulde ist schematisch auf Abb. 47 angedeutet. Die tiefste Stelle der Mulde wird von einem oder mehreren *Prosopis velutina*-Bäumen eingenommen, in deren Schatten auch *Euphorbia heterophylla* reichlich ver-

treten ist. An diese Zone schließt sich ein Bestand von *Amaranthus Palmeri* an, der zum Teil noch in den Baumschatten hereinreicht. Nach außen hin gesellt sich dazu *Solanum elaeagnifolium*, das mit zunehmender Trockenheit des Bodens zur Vorherrschaft gelangt. Allmählich wird aber dieser *Solanum elaeagnifolium*-Bestand immer offener, und in weiterer Entfernung von der Mulde findet man schließlich nur noch ganz vereinzelte Zwergexemplare dieser Art, die aber doch noch zum Blühen und Fruchten gelangen.

Die Höhe der *Solanum*-Pflanzen variiert ganz auffallend in Abhängigkeit von den Wasserverhältnissen. Während die Zwergexemplare,

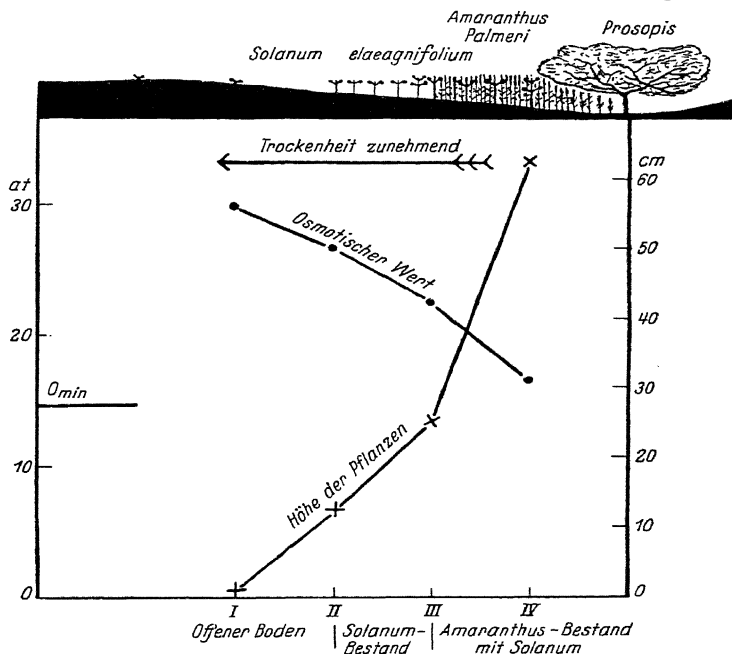



Abb. 47. Halbschematische Darstellung der Beziehungen zwischen den Wachstumsverhältnissen und der Höhe des osmotischen Wertes bei *Solanum elaeagnifolium*. O_{min} = minimaler osmotischer Wert von sterilen *Solanum*-Pflanzen bei stärkerer Beschattung. Nähere Erläuterungen im Text.

die am trockensten stehen, nur 2,5 cm Höhe erreichen, werden die am weitesten in den *Amaranthus Palmeri*-Bestand reichenden Exemplare bis zu 62,5 cm hoch. Die Abb. 47 zeigt die osmotischen Werte von den entsprechenden Standorten, und man sieht, daß die Wachstumskurve und die Kurve des osmotischen Wertes genau gegenläufig sind. Die höchsten Pflanzen besitzen den niedersten Wert, der dem optimalen gleichkommen dürfte. Noch niedere Werte wurden nur bei sehr feucht und schattig stehenden kaum behaarten Exemplaren gefunden, die nicht mehr blühten. Die Zwergexemplare an der Grenze der Lebensfähigkeit dieser Art zeigten dagegen die höchsten Werte, die schon den Maximalwerten nahe kommen dürften.

Die nächste Abb. 48 zeigt ganz ähnliche Verhältnisse bei *Quercus oblongifolia* — einer immergrünen Eiche, die von den Gebirgen aus am weitesten in die Wüstenregion vordringt und die untere Baumgrenze im südlichen Arizona bildet.

Es handelt sich im vorliegenden Falle um einen Hügel am Fuße des bewaldeten St. Rita-Gebirges. Der Hügel liegt noch unterhalb der eigentlichen Baumgrenze. Die Eichen kommen deshalb nur längs den Flußläufen oder an Nordhängen vor. An einem Nordhang hat sich hier bereits ein lichter Waldbestand gebildet, der zum Osthang zu immer offener wird und eine scharfe Grenze am oberen und unteren Rande des Hanges aufweist. Am Südhang findet man keine Bäume. Die Verteilung der osmotischen Werte zeigt deutlich ein Minimum bei Bäumen des Waldbestandes am Nordhang, ein Ansteigen zu den lokalen Arealgrenzen und ein Maximum auf der exponierten Gipfelfläche des Hügels.

Es lag nun nahe, ähnliche Bestimmungen in Gebirgen zu machen, wo die Baumarten eine klimatische obere und untere Grenze erreichen und Proben aus verschiedenen Höhenlagen gleichzeitig zu entnehmen.

Abb. 48. Schema der Verbreitung von *Quercus oblongifolia* auf den Vorhügeln des St. Rita-Gebirges (Arizona) und die Höhe des osmotischen Wertes der Blätter an verschiedenen Standorten. Höhenangaben in Metern. Nähere Erläuterungen im Text.

Derartige Untersuchungen wurden ausgeführt: im südlichen Arizona in dem St. Rita- und St. Catalina-Gebirge, im nördlichen Arizona am San Francisco Peak und in Colorado am Pikes Peak. Die Proben aus den verschiedenen Höhenlagen wurden stets am selben Tage beim Heruntersteigen oder -fahren entnommen, so daß höchstens Zeitunterschiede von wenigen Stunden vorhanden sind. Es wurde stets darauf geachtet, daß die Proben vergleichbar waren, d. h. die Bäume in gleicher Exposition unter gleichen Belichtungsverhältnissen standen und die Blätter gleiches Alter und gleiche Insertionshöhe aufwiesen. Es war nicht immer leicht, dieser Forderung nachzukommen, da man sich in diesen Urwaldbeständen stets an die Nähe der Wege halten mußte.

Zwei Versuchsserien vom San Francisco Peak (Colorado-Plateau, Nord-Arizona) sind auf Abb. 49 und 50 wiedergegeben. Eingetragen ist jeweils schematisch nur die Verbreitung der untersuchten Arten. Während *Picea Engelmannii* am San Francisco Peak die Nordlagen bevorzugt, findet man *Pinus aristata* nur in Südexposition. Diese Untersuchungen in Arizona wurden im Winter ausgeführt, als auf den Gebirgshöhen strenger Frost herrschte, nur zur Mittagszeit konnte in der Sonne die Temperatur über 0° C steigen. Die immergrüne Eichenwaldstufe

lag schon unterhalb der eigentlichen Frostzone, die mit der *Pinus ponderosa-scopulorum*-Stufe begann. Aus den Abb. 49—50 ist deutlich zu ersehen, daß der osmotische Wert stets mit zunehmender Höhe ansteigt und meistens in der Mitte oder richtiger näher zur unteren Grenze zu am niedrigsten ist. Ein Anstieg zur unteren Grenze ist hier nicht deutlich ausgeprägt, und es ist fraglich, ob die untere Grenze einer Art in der Waldzone immer klimatisch bedingt ist, oder ob nicht vielmehr der Wettbewerb eine Rolle spielt, und die Baumart der oberen Waldzone einfach durch die Baumart der unteren Waldzone verdrängt wird, weil letztere konkurrenzfähiger ist.

Abb. 49. Schematische Darstellung der Verbreitung von *Picea Engelmannii* am San Francisco Peak im nördlichen Arizona und die Höhe des osmotischen Wertes in Atmosphären bei Proben aus verschiedenen Höhenlagen.

Alle untersuchten Grenzen sind natürliche Grenzen, da es in diesen Gebieten eine Forstwirtschaft nicht gibt. Die Gebirge sind vollkommen unbesiedelt, so daß auch eine ungeregelte Holznutzung nicht stattfindet. Nur Waldbrände können Baumbestände vorübergehend vernichten.

Das Fehlen eines Anstieges an der unteren Artgrenze legte den Gedanken nahe, daß die Verteilung des osmotischen Wertes im Laufe der Jahreszeiten einer Veränderung unterworfen sein könnte. Im Winter sind ja eigentlich an der unteren Grenze relativ niedere Werte zu erwarten, da hier bedeutend günstigere Temperaturverhältnisse herrschen als weiter oben. Der Anstieg zur unteren Grenze zu müßte dann hauptsächlich während der Trockenzeit im Sommer zu beobachten sein, zu einer Zeit, wenn mit zunehmender Höhe die Wasserverhältnisse günstiger werden.

Abb. 50. Schematische Darstellung der Verbreitung von *Pinus aristata* am San Francisco Peak im nördlichen Arizona und die Höhe des osmotischen Wertes in Atmosphären bei Proben aus verschiedenen Höhenlagen.

Tatsächlich zeigten auch die im Sommer am Pikes Peak (Rocky Mts., Colorado) ausgeführten Untersuchungen, daß der Anstieg zur oberen Baumgrenze zu dieser Jahreszeit vollkommen fehlt. Selbst die Baumkrüppel an der absoluten Baumgrenze wiesen keinen höheren Wert auf, als viel tiefer stehende Exemplare.

Tabelle 102.

Osmotische Werte von Nadelbäumen aus verschiedenen Höhenlagen.

Picea Engelmannii, Zweijährige Nadeln am 16. Juli 1930:
Baumgrenze in ...... 3750 m Höhe — 19,8 Atm. (Krüppel),
Waldrand in ...... 2900 m „ — 22,7 „ (alter schöner Baum).
Juniperus communis sibirica, Endtriebe am 16. Juli 1930:
Baumgrenze in .... 3650 m Höhe — 16,2 Atm.
Sonnig, unter Fichte, in ... 2900 m „ — 16,7 „
Pinus aristata, zweijährige Nadeln am 16. Juli 1930:
Baumgrenze in ...... 3650 m Höhe — 21,7 Atm. (Wetterbäume),
Fichtenwald in ...... 2120 m „ — 21,3 „ (ziemlich frei stehend).

Daraus folgt, daß wir nur dann die eigentlichen Beziehungen zwischen osmotischem Wert und der Pflanzenverbreitung finden können, wenn wir für die verschiedenen Punkte des Areals die Jahreskurven des osmotischen Wertes heranziehen. Eine derartige Untersuchung konnte aber während unseres Aufenthaltes in Amerika nicht ausgeführt werden; wohl aber lassen sich in dieser Hinsicht die in dem Pikes Peak-Gebiete an *Picea Engelmannii* ausgeführten Bestimmungen von Goldsmith und Smith auswerten.

Picea Engelmannii kommt am Pikes Peak zwischen 2150 m und 3800 m vor. Die Grenze der aufrechten Bäume liegt bei etwa 3750 m, darüber findet man nur niederliegende krummholzartige Krüppel. Die optimale Höhenlage läßt sich nicht einwandfrei feststellen, sie dürfte bei etwa 2700 m oder etwas höher liegen. Als allein dominierender Baum ist *Picea* aber nur in den höheren Lagen anzutreffen, während in den unteren Stufen immer häufiger Douglastannen sich hinzugesellen und schließlich die Fichte verdrängen. Durch genauere Messungen des Jahreszuwachses in verschiedenen Höhenlagen ließe sich am ehesten die optimale Gebirgsstufe bestimmen.

Die genannten Forscher haben die osmotischen Werte aus folgenden Höhenlagen bestimmt: 3800 m, 3750 m, 2700 m und 2400 m. Die Proben wurden meistens einmal monatlich entnommen. Nach dem Austreiben im Juni und Juli wurden nur die ganz jungen Nadeln untersucht.

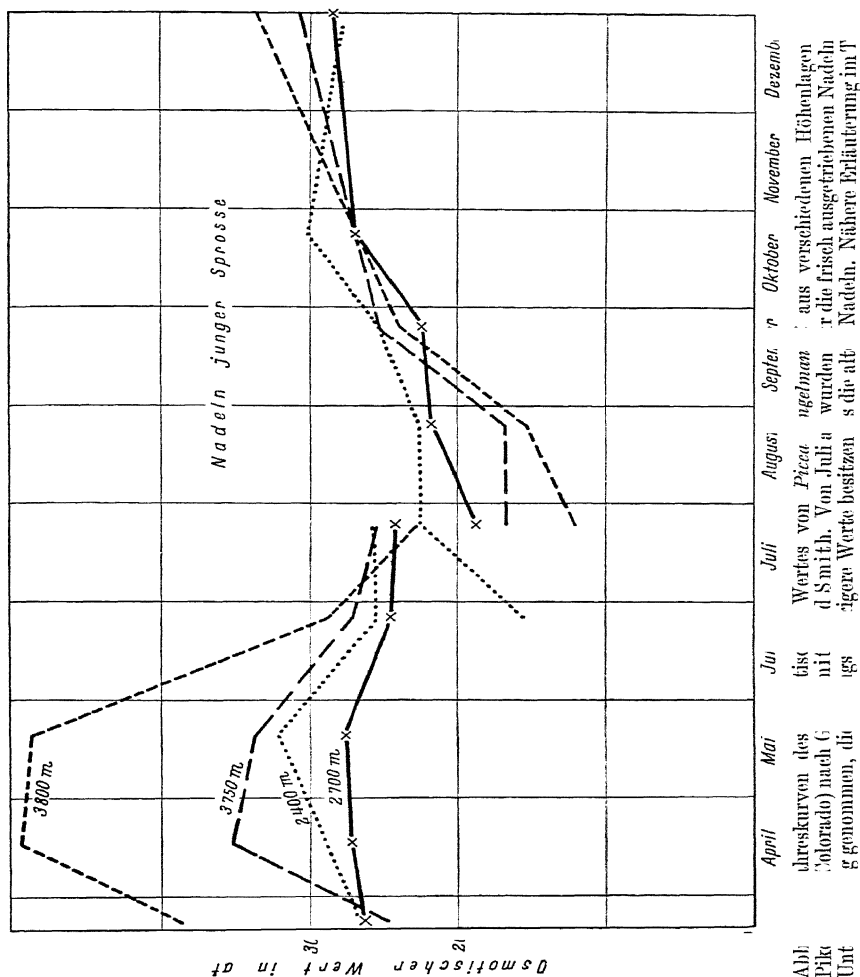
Betrachten wir uns den Verlauf der einzelnen Kurven (Abb. 51), so sehen wir, daß die Kurve aus 2700 m Höhe den gleichmäßigsten Verlauf zeigt — der Maximalwert überschreitet 28 Atm. nicht. Ein deutlich ausgeprägtes Maximum fehlt überhaupt. Die Kurve aus 2400 m Höhe, also von einem Standort, der schon näher an die untere Grenze heranreicht, weist schon größere Schwankungen auf. Wir finden ein deutliches Maximum von 32 Atm. im Frühjahr und ein weniger ausgesprochenes im Spätherbst, also zu Zeiten mit relativ geringen Niederschlägen[1]. Im Winter dagegen (Dezember) liegen die Werte sogar etwas tiefer als bei der Kurve für 2700 m. Viel ausgesprochener ist die Erhöhung des Jahresmaximums nahe an der oberen Grenze. Die Winterfrostperiode dauert in diesen Höhen bis in den Mai hinein, und in Übereinstimmung damit finden wir die höchsten Werte hier am Schlusse der Kälteperiode. An der Baumgrenze erreicht das Maximum 35 Atm., an der Krüppelgrenze nur 50 m höher schon fast 50 Atm.

Auf die Minimalwerte im Sommer beim Austreiben können wir keinen so großen Wert legen, da die Zellsaftkonzentration sich hier schon häufig im Laufe von wenigen Tagen mit zunehmendem Alter der Nadeln ändert, insbesondere in den warmen unteren Lagen. Eine monatlich einmalige Probenentnahme ergibt deshalb Zufallswerte.

1) Im Pikes Peak-Gebiet fällt das Maximum der Niederschläge in die Sommermonate.

Auf Grund dieser Untersuchungen von Goldsmith und Smith können wir die Gesetzmäßigkeit in den Beziehungen zwischen dem osmotischen Wert und der Pflanzenverbreitung jetzt genauer folgendermaßen zusammenfassen:

Im Zentrum des Verbreitungsgebietes einer Pflanzenart, also unter günstigsten Wachstumsbedingungen, ist das

Abb ... ihreskurven des ... tisc Wertes von Picea ... ngelman ... aus verschiedenen Höhenlagen
Pik ... Colorado) nach G ... nit d Smith. Von Juli a wurden r die frisch ausgetriebenen Nadeln
Unt ... g genommen, di ... igs ... igere Werte besitzen s die alt Nadeln. Nähere Erläuterung im T

Jahresmaximum des osmotischen Wertes dieser Art im Minimum. Es steigt zu den Arealgrenzen hin ständig an und erreicht an der Grenze selbst den absoluten Maximalwert (O_{max}), sofern die Arealgrenze durch einen den osmotischen Wert beeinflussenden Faktor bestimmt wird.

Selbstverständlich braucht der absolute Maximalwert nicht jedes Jahr erreicht zu werden. Es genügt, wenn das alle 50 oder 100 Jahre stattfindet, um das Vorkommen der Pflanzenart außerhalb der Arealgrenze zu verhindern. Diese durch die klimatischen Bedingungen den Pflanzenarten gesetzten Arealgrenzen werden sehr häufig nicht erreicht, weil durch den Wettbewerb anderer Pflanzen die betreffende Art schon vorher konkurrenzunfähig wird.

Wir haben bei dieser Formulierung bewußt den Ausdruck günstigste Wachstumsbedingungen und nicht günstigste Wasserverhältnisse gebraucht; denn erstere brauchen mit letzteren nicht zusammenzufallen, und trotzdem kann der osmotische Wert ein relatives Minimum aufweisen. Schon bei *Pinus aristata* war der niedrige Wert inmitten des Bestandes auf dem Südhang auffallend, denn der Südhang muß ein relativ trockener Hang sein. Es schien deshalb lohnend zu sein, die Verteilung des osmotischen Wertes bei *Carnegiea gigantea* — dem Riesenkaktus — zu untersuchen, der bei Tucson stets die sonnigen Hänge bevorzugt und hier dichte Bestände bildet (cacti forest), während er die Nordlagen und Niederungen meidet.

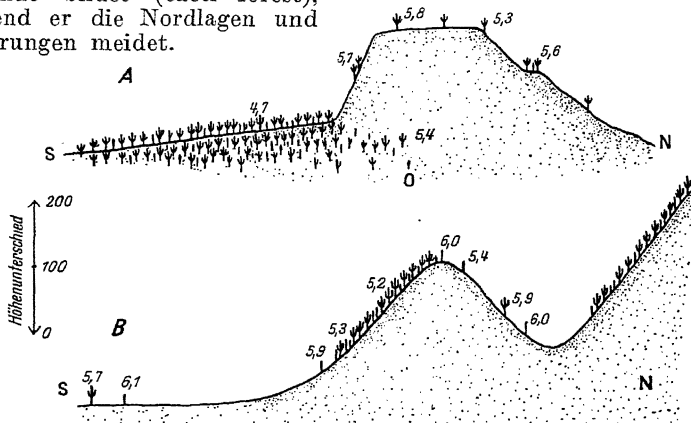



Abb. 52. Schematische Darstellung der Verbreitung von *Carnegiea gigantea* und die Höhe des osmotischen Wertes in Atmosphären bei Proben (Rippenparenchym N-Seite) von verschiedenen Standortslagen. *A* — Tumamoc bei Tucson (Arizona), *B* — Hügelkette bei der St. Xavier Mission (Arizona). Angabe der Höhenunterschiede in Metern.

Ein Querprofil durch eine Hügelkette südwestlich von der St. Xavier-Mission ergab folgende auffallende Verteilung (s. Abb. 52 *B*). Der osmotische Wert ist am niedrigsten dort, wo die *Carnegiea* die dichtesten Bestände bildet, also wohl die günstigsten Lebensbedingungen findet. Zum Rande dieser Bestände zu steigt der osmotische Wert an und ist auch bei den vereinzelt stehenden Exemplaren, trotzdem sie am Nordhang oder in der Niederung günstigere Wasserverhältnisse vorfinden müßten, stets höher.

Genau dieselbe Verteilung des osmotischen Wertes finden wir an einer ganz anderen Stelle, am Tumamoc, in der Nähe des Desert Laboratoriums (Abb. 52*A*) — ein Zeichen, daß es sich keineswegs um Zufallswerte handelt.

Es läßt sich vorläufig nicht entscheiden, ob in diesem Falle die Temperaturverhältnisse von ausschlaggebender Bedeutung waren oder

ob tatsächlich die Gesamtheit der Wachstumsfaktoren die Höhe des osmotischen Wertes beeinflußt. Die *Carnegiea gigantea* ist gegen Kälte ziemlich empfindlich und wird durch Fröste, die länger als 24 Stunden anhalten, mit Sicherheit getötet, wie F. Shreve (1911) nachweisen konnte. Am Nordhang und in den Niederungen mit den in Wüstengebieten so intensiven Kaltluftströmungen während der Nacht ist die Pflanze tieferen Temperaturen ausgesetzt, was das nur sporadische Auftreten und die höheren osmotischen Werte erklären könnte. Eine Entscheidung in dieser Frage kann nur eine Untersuchung über die Verteilung des osmotischen Wertes an demselben Standort in den Sommermonaten erbringen.

Die Frage nach den Faktoren, die die Verbreitung der Pflanzen in den Trockengebieten bedingen, wird dadurch noch komplizierter, daß die Pflanzen im Keimlingsstadium und in den ersten Jahren besonders empfindlich gegen ungünstige Außenbedingungen sind, insbesondere auch gegen erschwerte Wasserverhältnisse. Deshalb sind die ersten Jahre die gefährlichsten, und die Verteilung der Pflanzen in der Wüste wird in erster Linie durch das Überleben der Keimlinge bedingt, wie es F. Shreve (1911a) für *Parkinsonia microphylla* zeigen konnte. Die ökologischen Untersuchungen müßten sich deshalb eigentlich hauptsächlich auf die Untersuchung der Keimlinge und der ganz jungen Pflanzen konzentrieren. Aber das ist nicht so einfach zu machen, denn für alle Trockengebiete ist besonders charakteristisch das fast vollständige Fehlen des jungen Nachwuchses. Zwar kann man bei genauem Beobachten während der günstigen Jahreszeiten viele keimende Samen von den Holzpflanzen finden, aber sie gehen doch fast alle im selben oder einem der nächsten Jahre zugrunde. Es hat deshalb durchaus den Anschein, als ob Nachwuchs nur dann aufkommen kann, wenn hintereinander mehrere ausnehmend günstige Jahre es den Keimpflanzen ermöglichen, über das kritische Stadium hinauszukommen. Ist ein gewisses Alter erreicht, hat die Pflanze ein stärkeres Wurzelsystem ausgebildet und ist sie imstande, in trockenen Jahren einen Teil der oberirdischen Organe einzubüßen, ohne ganz abzusterben, so ist ihre Existenz bis in ein hohes Alter herein gesichert. Shreve schätzt z. B. die älteren *Parkinsonia microphylla*-Sträucher auf über 400 Jahre.

Solch eine mehrjährige für die Keimpflanze günstige Periode wiederholt sich sicher nur wenige Male in einem Jahrhundert. Nur ein besonderer Glücksfall wird deren Beobachtung erlauben. Dieser Umstand erklärt es uns auch, daß an den unteren Baumgrenzen zur Wüstenregion eine eigentliche Krüppelzone, wie wir sie als Übergang zur alpinen Stufe beobachten, ganz fehlt. Es sind immer einzelne alte, gut aussehende Bäume, die meistens an lokal begünstigten Standorten die äußersten Vorposten bilden. Sie brauchen auch nicht besonders hohe osmotische Werte aufzuweisen, weil sie nach Erreichen eines gewissen Alters gar nicht unter erschwerten Wasserverhältnissen leiden. Die untere Grenze wird einfach dadurch bedingt, daß die Wahrscheinlichkeit für einzelne Keimlinge, über die ersten gefährdeten Jahre hinwegzukommen, mit abnehmender Höhe immer geringer und geringer wird, bis sie gleich Null ist.

Im Gegensatz dazu sind an der oberen Baumgrenze die im Winter vom Schnee geschützten Keimlinge vor den aus dem Schnee herausragenden älteren Bäumen im Vorteil. Die Gefährdung nimmt deshalb hier mit zunehmendem Alter zu, weshalb wir relativ viele zum Teil allerdings auch alte Krüppel, aber immer weniger hochstehende Bäume finden.

Diese Ausführungen sollen zeigen, daß die erwähnte Gesetzmäßigkeit in den Beziehungen zwischen der Höhe des osmotischen Wertes und der Verbreitung der Pflanzen nur mit großer Vorsicht auf spezielle Fälle anzuwenden ist. Sie erklären uns auch, weshalb der erwartete Anstieg des osmotischen Wertes an der unteren Grenze, gegen das Trockengebiet hin, bei den meisten Baumarten sich kaum feststellen läßt. Wir erfassen eben, wenn wir ausgewachsene Bäume zur Untersuchung heranziehen, nicht das eigentliche kritische Stadium.

10. Die Hydratur der Pflanzen und das Problem der Anpassungen.

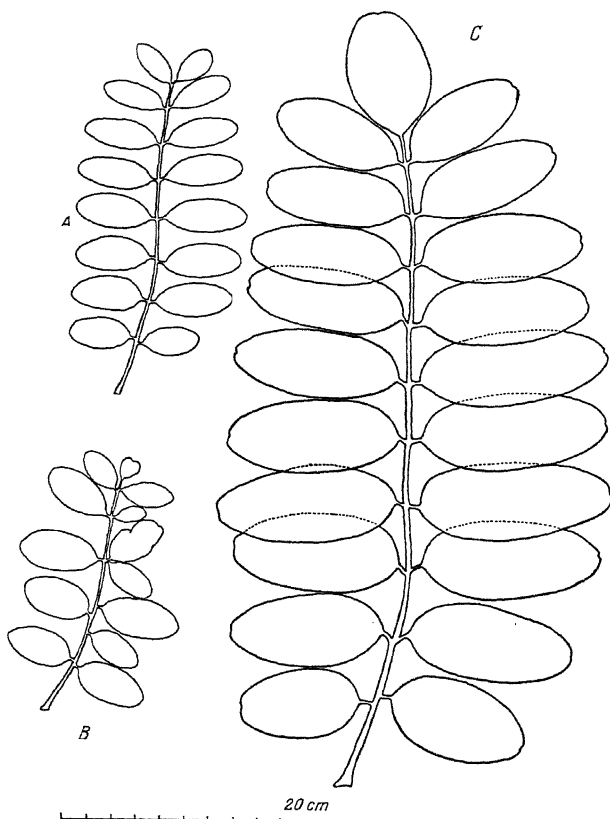



Abb. 53. *A* und *B* Sonnenblätter und *C* Schattenblatt von *Robinia pseudacacia* (Tihany, Ungarn).

Wir hatten uns bisher nur mit quantitativen Änderungen der verschiedenen physiologischen Funktionen, insbesondere des Wachstums unter verschiedenen Hydraturverhältnissen beschäftigt. Wenn wir jetzt an das schwierigste Problem der Anpassungen herantreten, so müssen wir auch den qualitativen Änderungen unsere Aufmerksamkeit schenken.

Schon bei den Schimmelpilzen wurde darauf aufmerksam gemacht, daß bei abnehmender Hydratur der Pflanzen das Wachstum nicht nur gehemmt wird, bis es schließlich zum Stillstand kommt, sondern daß gleichzeitig auch das Aussehen des ganzen Myzels ein anderes wird, wobei die einzelnen Pilzarten qualitativ ganz verschieden reagieren: bei den einen wird das Myzel gedrungener und stärker verzweigt, bei anderen im Gegenteil gestreckter und weniger verzweigt. Die Reaktionsweise scheint dabei bei systematisch nahe stehenden Formen meistens in ähnlicher Weise zu verlaufen.

Wir können von vornherein auch bei den höheren Pflanzen erwarten, daß mit zunehmendem osmotischen Werte neben den quantitativen auch qualitative Wachstumsänderungen auftreten werden. Leider fehlen

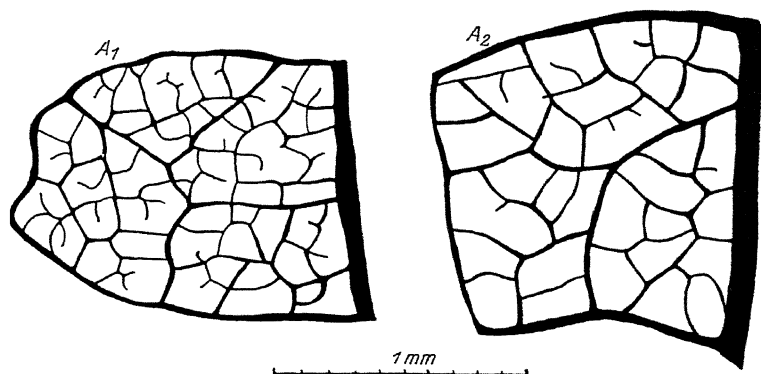



Abb. 54a. Blattnervatur bei *Robinia pseudacacia*. A_1 Sonnenblatt, A_2 Schattenblatt (vgl. Abb. 53).

entsprechende Kulturversuche mit dauernder Kontrolle der osmotischen Werte noch ganz. Aber schon aus den bereits vorliegenden Untersuchungen, bei denen diese Gesichtspunkte noch nicht berücksichtigt wurden, kann man doch mit Sicherheit schließen, daß das der Fall ist.

Einen wie starken Einfluß veränderte Wasserverhältnisse auf die anatomisch-morphologische Struktur der Pflanzen ausüben, ist zur Genüge bekannt[1]). Ebenso haben wir auch bereits darauf hingewiesen,

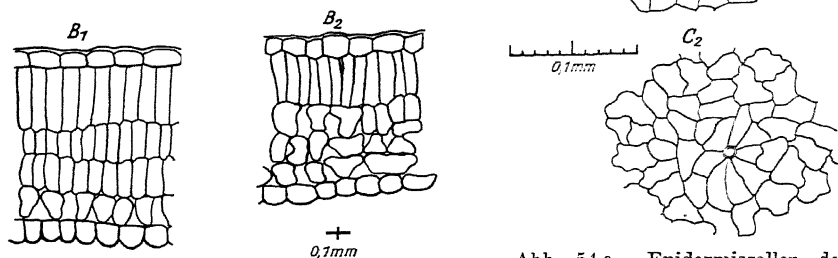



Abb. 54b. Blattquerschnitte von *Robinia pseudacacia*. B_1 Sonnenblatt, B_2 Schattenblatt.

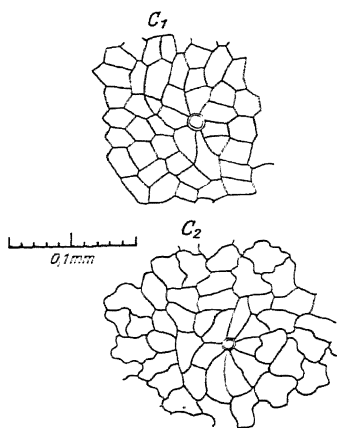



Abb. 54c. Epidermiszellen der Blattoberseite mit Haaransatzstelle von *Robinia pseudacacia*. C_1 Sonnenblatt, C_2 Schattenblatt.

daß die Höhe des osmotischen Wertes in sehr weitgehendem Maße von den Wasserverhältnissen abhängt. Daraus folgt, daß jede morphologisch-

1) Die vor kurzem durchgeführten Untersuchungen von Sperlich (1930) zeigen, daß die geotropische Reaktionsweise von aus Knollen gewachsenen Kartoffeltrieben stark von der Wasserversorgung abhängt. Daraus ersieht man, daß auch Beziehungen zwischen Hydraturzustand der Pflanzen und der tropistischen Reizbarkeit bestehen. Hydraturänderungen können in den einzelnen Organen Umstimmungen hervorrufen.

anatomische Änderung auf das engste mit einer Veränderung des osmotischen Wertes verknüpft sein muß, und es liegt nahe, hier einen kausalen Zusammenhang anzunehmen. Daß ein solcher besteht, wurde bereits früher auf Grund der vorhandenen Literatur wahrscheinlich gemacht (H. Walter 1926). Hier sollen die betreffenden Ausführungen nicht nochmals wiederholt werden, sondern wir wollen nur das neue auf Grund der kryoskopischen Untersuchungen erhaltene Beweismaterial anführen.

Die xeromorphe Struktur der Sonnenblätter gegenüber den Schattenblättern ist bekannt. Die morphologisch-anatomischen Unterschiede, die geringere Blattgröße, größere Zahl der Spaltöffnungen, geringere Zellgröße und dichtere Nervatur sind wiederholt durch Messungen quantitativ nachgewiesen worden. Daß der osmotische Wert der Sonnenblätter stets höher ist, steht ebenfalls fest, doch sind osmotische und quantitativ-anatomische Untersuchungen bisher niemals gleichzeitig an demselben Material vorgenommen worden. Deshalb sei hier eine entsprechende Versuchsreihe bei *Robinia pseudacacia* aus Ungarn (Tihany am Balaton) wiedergegeben (s. Tab. 103 und Abb. 53—54).

Tabelle 103.

Robinia pseudacacia.

	Sonnenblatt	Schattenblatt	Bemerkungen
Blattfläche	40,8 qcm	351,8 qcm	Zahl der Fiederblättchen bei Schattenblatt 1,5mal größer.
Blattdicke	153 μ	126 μ	Palisadenschicht bei Sonnenblatt bedeutend stärker entwickelt, mehrschichtig,
Blattnervatur	14,2mm/qmm	10,0mm/qmm	Interzellularen dagegen stark reduziert.
Spaltöffnungszahl	495 pro qmm	352 pro qmm	Blattoberseite hat keine Spaltöffnungen.
Länge der Schließzellen	17 μ	22 μ	Epidermis der Unterseite bei Sonnenblättern papillös, Spaltöffnungen erscheinen dadurch etwas eingesenkt.
Zahl der Haare:			
Oberseite	74 pro qmm	49 pro qmm	
Unterseite	119 pro qmm	63 pro qmm	
Größe der Epidermiszellen der Oberseite	315 μ^2	626 μ^2	Wände der Epidermiszellen bei Sonnenblättern nicht gewellt.
Osmotischer Wert am Standort I	20,5 Atm.	14,0 Atm.	Probenentnahme am 24. Aug. 1928 um 14^{50}. Fast wolkenloser Tag.
Osmotischer Wert am Standort II	21,7 „	14,5 „	
Osmotischer Wert nach Wassersättigung I	19,6 „	13,4 „	Die Zweige 24 Stunden in feuchter Kammer gehalten.
Osmotischer Wert nach Wassersättigung II	19,7 „	13,5 „	

Bei Sonnenblättern und Schattenblättern der Buche wurde neben den osmotischen Werten nur noch die Nervaturdichte gemessen:

Tabelle 104.

Fagus silvatica	Sonnenblatt	Schattenblatt	Bemerkungen
Osmotischer Wert	16,3 Atm.	11,6 Atm.	Ungarn (Bakony-Wald) 20. Aug. 1928.
Nervaturlänge	9,54mm/qmm	6,57mm/qmm	

Als weitere Beispiele seien die osmotischen Werte und die Blattgrößen von Sonnen- und Schattenblättern dreier Baumarten in Colorado (U.S.A.) angeführt (Tab. 105—107). Für *Quercus Gunnisonii* wurden die Bestimmungen gleichzeitig an zwei verschiedenen Standorten ausgeführt (vgl. auch die Werte für *Acer negundo* Tab. 57).

Tabelle 105.

Quercus Gunnisonii.

Probenentnahme am 23. Juli 1930. 3 Tage vorher ausgiebiger Regen, so daß alle Pflanzen ziemlich wassergesättigt sind. Standort: enges Tal beim Alpine Laboratory, Manitou, Colorado in 2500 m Höhe. Sonnige Talhänge in Südexposition — lichter *Pinus ponderosa*-Wald mit sommergrünem *Quercus Gunnisonii*-Gebüsch und noch zahlreichen Präriepflanzen. Hänge in Nordexposition — schattiger *Pseudotsuga taxifolia*-Wald mit *Picea Engelmannii*.

		Osmotischer Wert	Blattgröße Länge × Breite (Mittelwerte)
I. Südexposition, sehr trocken	Sonnenblätter	20,1 Atm.	5½×5 cm
	Schattenblätter	17,6 „	12½×10 cm
II. Talsohle beim Bach, feucht	Sonnenblätter	18,5 „	9×5 cm
	Größte Schattenblätter	16,6 „	13½×9½ cm
	Kümmerblätter	16,0 „	7½×4 cm

Tabelle 106.

Acer glabrum.

Strauch im Tale daselbst. Morphologische Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern nicht sehr auffallend. Probenentnahme am 24. Juli 1930 um 9[00], nach Regen.

	Osmotischer Wert	Blattgröße
Sonnenblätter	14,0 Atm.	6×5½ cm
Schattenblätter	13,0 „	7½×6½ cm

Tabelle 107.

Betula fontinalis.

Am Bach daselbst, Probenentnahme am 24. Juli 1930 um 9[15]. Sonnen- und Schattenblätter zeigen in der Größe kaum Unterschiede, wohl aber sind die Sonnenblätter dicker, besitzen eine dichtere Nervatur und haben mehr Drüsenhaare.

	Osmotischer Wert	
Sonnenblätter	15,2 Atm.	Blätter sehr klebrig,
Schattenblätter	13,7 „	Blätter nicht klebrig.

Genaue quantitativ-anatomische Untersuchungen bei *Sinapis alba* sind an Pflanzen, die bei verschiedener Bodenfeuchtigkeit kultiviert wurden, von Rippel ausgeführt worden. Sie ergaben mit abnehmendem Wassergehalt des Bodens eine zunehmende xeromorphe Struktur der Blätter, d. h. Verkleinerung der Zellen, Zunahme der Dichte der Nervatur und Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit. Die Höhe der Pflanze und die Blattgröße nahm ab.

Rettig bestätigte diese Befunde von Rippel und variierte bei seinen Versuchen nicht nur den Wassergehalt des Bodens, sondern führte je zwei Parallelserien bei feuchter und bei trockener Luft aus. Es zeigte sich, daß die Luftfeuchtigkeit einen viel geringeren Einfluß auf die morphologisch-anatomische Struktur der Blätter ausübt als der Wassergehalt des Bodens. Bei zu großer Feuchtigkeit kann sogar eine Umkehr der Verhältnisse eintreten, wie es schon von Maximow (1929) erwähnt wird. Bei optimalem Wassergehalt des Bodens übt die Luftfeuchtig-

keit meist einen sehr geringen Einfluß aus und nur bei sehr trockenem Boden sind die Pflanzen in feuchter Luft deutlich hygromorpher. Der osmotische Wert zeigt genau dasselbe Verhalten wie die morphologisch-anatomischen Eigenschaften der Blätter. Auf Abb. 55 sind die plasmolytisch bei drei Versuchsserien ermittelten osmotischen Werte wiedergegeben. Wir sehen, daß eine Abnahme der Bodenfeuchtigkeit immer einen sehr starken Anstieg des osmotischen Wertes bedingt. Vergleichen wir dagegen die osmotischen Werte von Pflanzen in trockener Luft mit solchen in feuchter Luft, so sehen wir, daß bei hohem Wassergehalt des Bodens oft ein Unterschied überhaupt nicht festzustellen ist und das dieser im allgemeinen mit abnehmendem Wassergehalt des Bodens immer deutlicher wird. Also auch bei dieser Pflanzenart ist der Paralle-

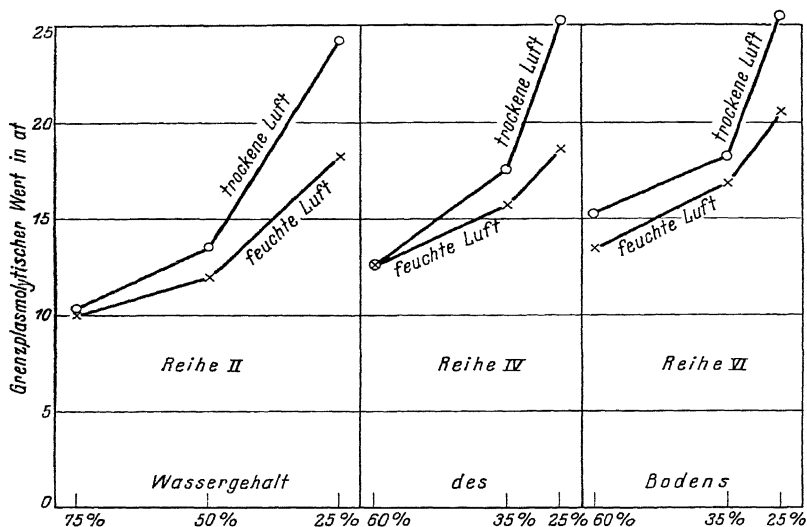



Abb. 55. Die Abhängigkeit der Höhe des osmotischen Wertes von dem Wassergehalt des Bodens und der Luftfeuchtigkeit bei *Sinapsis alba*-Pflanzen (nach Angaben von Rettig).

lismus zwischen osmotischem Wert und morphologisch-anatomischem Bau gewahrt.

Besonders deutlich treten aber die Beziehungen zwischen der Höhe des osmotischen Wertes und der Blattstruktur bei *Encelia farinosa* — einer Charakterpflanze der Arizona-Wüste — hervor. Für diese Pflanze können wir auch fortlaufende Bestimmungen des osmotischen Wertes anführen, so daß wir etwas ausführlicher auf sie eingehen wollen.

Encelia farinosa, eine zwergstrauchartige Komposite, kommt beim Desert Laboratory in Tucson, Arizona, hauptsächlich auf felsigen Südhängen vor (vgl. Abb. 56), wo sie stets die *Carnegiea gigantea* begleitet. Aber sie geht weiter auf die Nordhänge über als *Carnegiea*. Auch ihr gesamtes Areal erstreckt sich viel weiter nach Norden als dasjenige von *Carnegiea*.

Sehr auffallend ist bei *Encelia* die verschiedene Ausbildung der Blätter, die von den Standorts- und den Witterungsverhältnissen abhängt. Diese

Pflanze ist deshalb auch wiederholt für ökologische Untersuchungen, namentlich der Transpirationsgröße benutzt worden (vgl. E. B. Shreve 1923 und 1924).

Wir können bei dieser Art drei Blattypen unterscheiden, die wir als hygromorphe, mesomorphe und xeromorphe Blätter bezeichnen wollen (s. Abb. 57). Die hygromorphen Blätter sind groß und dunkelgrün, fast unbehaart; die mesomorphen besitzen ungefähr dieselbe Größe, aber sind schon dicht weiß behaart; die xeromorphen sind sehr klein und noch dichter behaart. Je nach der Art der vorhandenen Blätter kann die Pflanze habituell sehr verschieden aussehen und bei extremer Trockenheit verliert sie sogar alle Blätter, so daß nur die kleinen weißen Knospen an den Zweigenden übrig bleiben (Abb. 57 Mitte).

Abb. 56. Typischer *Encelia farinosa*-Zwergstrauch (½ m hoch) mit xeromorphen Blättern zwischen Basaltblöcken an einem trockenen SW-Hang des Tumamoc (Tucson, Arizona). Aufnahme von E. Walter am 19. Jan. 1930.

Man kann im trockenen Nachsommer Pflanzen mit jeder Art von Blättern antreffen, und es läßt sich nachweisen, daß für die Ausbildung der Blätter der osmotische Wert bestimmend ist, wobei dieser wieder von den Standortsverhältnissen abhängt.

Abb. 57. Verschiedene Blattypen von *Encelia farinosa*. Oben: zwei Zweige mit hygromorphen Blättern (die jüngsten an der Sproßspitze schon deutlich stärker behaart — mesomorph). Unten: fünf Zweige mit xeromorphen Blättern (die zwei linken besonders stark behaart). Mitte: Zwei Zweige, bei denen fast alle Blätter abgetrocknet sind und die nur noch die jüngsten stark behaarten Blattanlagen um die Knospen herum besitzen.

Der Standort der untersuchten *Encelia farinosa*-Pflanzen (verwitterte Basaltblock-Hänge) ist sehr heterogen. Die Wasserverhältnisse ändern sich auf kleinstem Raume sehr stark, je nach der Feinerdemenge, die von den Wurzeln einer Pflanze erreicht wird. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß man häufig Pflanzen

mit hygromorphen Blättern dicht neben fast blattlosen oder ausgesprochen xeromorphen antreffen kann. Doch macht sich ein deutlicher Unterschied zwischen Nordhang oder mehr schattigen Standorten und Südhang oder ganz sonnigen Standorten bemerkbar. Die ausgesprochen hygromorphen Formen finden sich ausschließlich auf den ersteren.

Die osmotischen Werte der verschiedenen Formen wurden an den einzelnen Standorten während der ganzen Trockenzeit von Oktober an

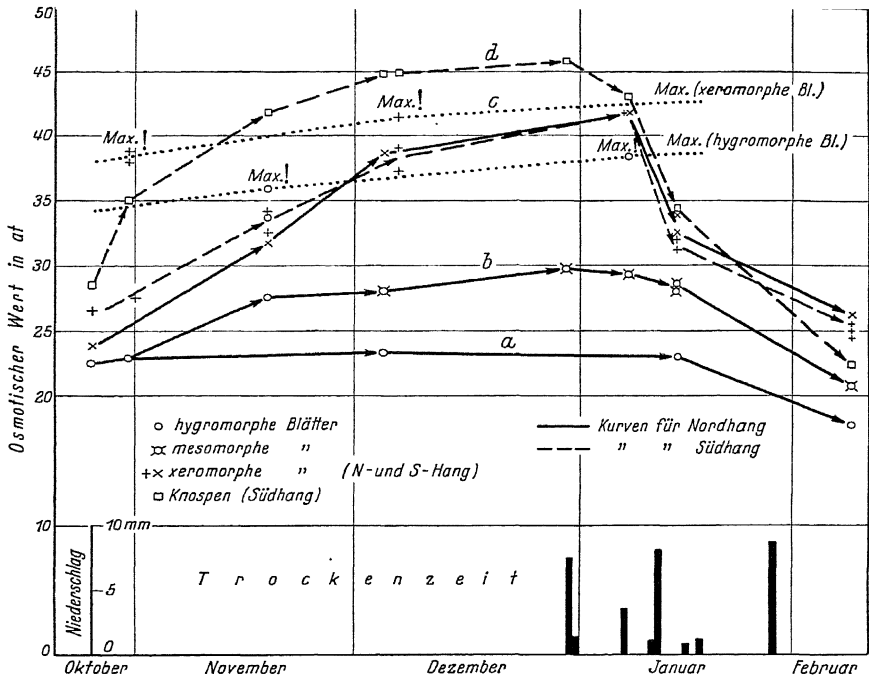



Abb. 58. Das Verhalten des osmotischen Wertes bei verschiedenen Blattypen von *Encelia farinosa* während der Trockenzeit Oktober—Dezember 1929 (Tucson, Arizona). Kurve *a* für hygromorphe Blätter, Kurve *b* für mesomorphe Blätter, Kurve *c* für xeromorphe Blätter (ausgezogene Linie Nordhang, gestrichelte Südhang), Kurve *d* für die Knospen bei entblätterten Pflanzen am Südhang. Die punktierten Linien geben die jeweilige Lage des O_{max} an: für xeromorphe (obere Linie) und hygromorphe Blätter (untere Linie). Mit Beginn der Winterregenzeit im Januar fallen alle Werte stark ab. Der vorübergehende Abfall nach dem ersten Regen ist der Übersichtlichkeit halber nicht eingetragen worden (vgl. Abb. 28).

und nach Einsetzen der Regenzeit bis in den März herein dauernd verfolgt. Im ganzen liegen für *Encelia* über 100 Bestimmungen vor, die in Form der Kurven auf Abb. 58 zusammengefaßt sind. Aus der Sommertrockenzeit besitzen wir nur wenige Bestimmungen. Wir betrachten zunächst die Verhältnisse am Nordhang:

Nach der Sommerregenzeit liegen die Werte im allgemeinen niedrig. Ende Oktober betrugen sie etwa 22—23 Atm. Verfolgt man nun während der Trockenzeit die osmotischen Werte der hygromorphen Formen an den günstigsten Standorten, so bemerkt man,

daß die Kurve ganz horizontal verläuft (Abb. 58 Kurve *a*), d. h. diese Pflanzen haben stets genügend Wasser im Boden zur Verfügung, um ein Ansteigen des osmotischen Wertes selbst während der Trockenheit zu verhindern. Sie bilden auch weiterhin nur hygromorphe Blätter aus. Stehen die hygromorphen Formen an etwas trockeneren Standorten, so steigen die Werte im Laufe des Nachsommers an (vgl. Kurve *b*). Sobald aber ein Wert von etwa 28 Atm. überschritten ist, so merkt man, daß die neugebildeten Blätter immer stärker behaart werden, also mesomorphe Formen entstehen. Die einen Pflanzen bilden diese Blätter früher, andere später aus, je nachdem wie rasch der osmotische Wert ansteigt. Man muß sich also zahlreiche Verbindungslinien von Kurve *a* zu *b* vorstellen, die an verschiedenen Stellen von Kurve *a* abzweigen und sich der Kurve *b* anschließen. Stehen die hygromorphen Pflanzen an Standorten, die noch rascher austrocknen, so haben sie keine Zeit, neue mesomorphe Blätter auszubilden. Die osmotischen Werte der hygromorphen Blätter steigen dann ganz plötzlich an, und sobald sie die Kurve der Maximalwerte für die hygromorphen Formen überschritten haben, sterben die Blätter ab. Zuweilen geht dabei die ganze Pflanze zugrunde, meist aber bleiben die Knospen noch am Leben. Bestimmen wir die osmotischen Werte der xeromorphen Formen am Nordhang, so folgen sie der Kurve *c*, d. h. sie liegen stets höher als die Werte der mesomorphen Blätter der Kurve *b*. Ebenso, wie wir uns zwischen *a* und *b* Verbindungslinien zu denken haben, ebenso müssen wir es auch zwischen *b* und *c* tun. D. h. bei vielen mesomorphen Pflanzen steigen die Werte während der Trockenzeit über die Kurve *b* hinaus. Sobald das eintritt, werden die neugebildeten Blätter immer kleiner und kleiner, bis es richtige xeromorphe Blätter sind. Aber auch unter den xeromorphen Pflanzen finden wir stets solche, deren Werte rascher als die Kurve *c* ansteigen. Das sind Pflanzen, die ihre Wasserbilanz nicht aufrecht erhalten können; sobald dann die Kurve der Maximalwerte für die xeromorphen Blätter überschritten wird, sterben diese Blätter ab, und es bleiben nur die Knospen am Leben.

Die Kurve der osmotischen Werte xeromorpher Blätter am Südhang folgt ganz derjenigen am Nordhang. Stets findet man namentlich am Südhang schon frühzeitig entblätterte Pflanzen, die an Standorten wachsen, an denen die Wasservorräte im Boden nur für eine kurze Zeit ausreichen. Untersucht man die osmotischen Werte der Knospen von solchen entblätterten Pflanzen im Laufe der Trockenzeit, so erhält man die Kurve *d*. Wie hoch die Maximalwerte für die Knospen liegen, konnte nicht festgestellt werden, da es schwer zu sagen ist, wann sie abzusterben beginnen; jedenfalls war mit 45 Atm. der Maximalwert noch nicht erreicht.

Während der Sommertrockenzeit wurden nur einige Stichproben untersucht. Sie ergaben am 23. Juli 1930 — 42,6 und 45,4 Atm. Die Sommerregen waren im Jahre 1930 sehr spärlich (im Juli = 9,5 mm und im August 55 mm), deshalb finden wir am 16. Sept. 1930 die allerhöchsten Werte, und zwar 48,6 Atm. am Südhang und 49,2 Atm. am Nordhang.

Aus dem geschilderten Verhalten der *Encelia* lassen sich aber nicht nur die engeren Beziehungen zwischen Blattstruktur und Hydratur erkennen, vielmehr können wir noch weitere Erörterungen von prinzipieller Bedeutung daran knüpfen.

Wir sehen zunächst, daß die Maximalwerte für verschiedene Blattformen und für die Knospen verschieden sind. Bei den hygromorphen

Blättern liegt O_{max} am tiefsten, höher bei den xeromorphen und am höchsten bei den Knospen. Daraus folgt, daß man eigentlich nicht von einem bestimmten O_{max} für eine Pflanzenart sprechen kann, vielmehr müssen wir bei jeder Pflanzenart mit heteromorphen Blättern für jede Blattform ein besonderes Maximum unterscheiden. Das gilt z. B. auch für die Sonnen- und Schattenblätter unserer Baumarten.

Weiterhin müssen wir die Frage aufwerfen, ob der Maximalwert für die betreffende Blattform eine konstante Größe ist, oder ob sich im Laufe der Trockenzeit eine Anpassung der Pflanze bemerkbar macht, die zu einer Erhöhung von O_{max} führt. Wir hatten bereits früher ausgeführt, daß die Geschwindigkeit, mit der der Anstieg erfolgt, von größter Bedeutung für die Lage von O_{max} ist, und daß man deshalb O_{max} schwer experimentell an abgeschnittenen Zweigen bestimmen kann. Aber auch unter natürlichen Verhältnissen scheint eine solche Anpassung stattzufinden[1]). Bei *Encelia* machte es durchaus den Eindruck, als ob mit der Zeit immer höhere Konzentrationen ohne Schädigung ertragen wurden. Deshalb sind auch die Kurven für die Maximalwerte auf Abb. 58 schwach ansteigend gezeichnet worden. Damit wird natürlich die ganze Frage der Kardinalpunkte stark kompliziert, und wir werden in den meisten Fällen nicht imstande sein, für dieselben einen ganz feststehenden Wert zu nennen.

Weiterhin folgt aus dem Verlauf der Kurven, daß auch das osmotische Beharrungsvermögen keine konstante, sondern eine veränderliche Größe ist. Bei langandauernder Trockenheit zeigt es sich, daß bei dürreresistenten Arten der Anstieg anfangs ziemlich rasch, dann aber immer langsamer verläuft, bis die Kurve sich fast ganz einer horizontalen nähert. D. h. mit anderen Worten, daß das osmotische Beharrungsvermögen immer ausgesprochener wird, was in erster Linie wohl auf eine starke Einschränkung der Transpiration bei Wassermangel zurückzuführen ist. Wenn die Kurve fast horizontal verläuft, also kein weiterer Anstieg erfolgt, so dürfte die Transpiration fast auf Null fallen und die Pflanze sich in einer latenten Trockenstarre befinden. Es wäre interessant, die Atmungsintensität in diesem Zustande zu bestimmen. Eine CO_2-Assimilation dürfte ganz fehlen.

Im Gegensatz dazu verläuft der Anstieg bei den nicht dürreresistenten Formen ganz anders. Er verlangsamt sich oft nicht, sondern beschleunigt sich sogar meistens, wodurch der Maximalwert bald überschritten wird und Absterben eintritt.

Wir sagten, daß bei einem osmotischen Wert von etwa 23 Atm. *Encelia* fortgesetzt nur hygromorphe Blätter ausbildet, daß bei einem Anstieg bis 28 Atm. mesomorphe Blätter entstehen und daß bei einem weiteren Anstieg nur noch xeromorphe Blätter gebildet werden. Es fragt sich dann aber, warum nach der Regenzeit, wenn die Werte aller Pflanzen niedrig sind, nicht auch alle Pflanzen nur hygromorphe Blätter tragen. Es konnte im Frühjahr wiederholt beobachtet werden, daß Sträucher, die während der ganzen Trockenzeit blattlos gewesen waren, beim Austreiben besonders niedere Werte bei den jungen Blättern aufwiesen. Trotzdem wurden doch nicht ausgesprochen hygromorphe Blätter ausgebildet. Scheinbar besteht hier ein Widerspruch mit der vorher geäußerten Ansicht. Aber er läßt sich leicht lösen, wenn man bedenkt, daß für die endgültige Ausbildung der Blätter nicht die Verhältnisse beim Austreiben allein, sondern sicher auch die Verhältnisse beim Ausbilden der Blattanlagen in den Knospen maß-

1) Zu demselben Ergebnis kommen auch Pisek und Cartellieri.

gebend sind. Und diese Knospen wurden ja zur Trockenzeit angelegt als die Pflanze Wassermangel litt und die osmotischen Werte hoch waren. Wir müssen also stets mit einer gewissen Nachwirkung rechnen.

Daß eine solche Nachwirkung tatsächlich eine Rolle spielt, geht auch aus den Untersuchungen von Nordhausen an Sonnen- und Schattenblättern der Buche hervor. Er fand ja bekanntlich, daß für die Ausbildung dieser Blätter nicht nur die Lichtverhältnisse beim Austreiben im Frühjahr maßgebend sind, sondern vor allen Dingen auch die Lichtverhältnisse, unter denen sich die Zweige im Jahre vorher befanden. Für „Lichtverhältnisse“ würden wir jetzt vielleicht besser sagen, die „durch das Licht bedingte Hydratur“ und finden somit ganz analoge Verhältnisse wie bei *Encelia.*

Auf diese Weise läßt es sich erklären, daß nach der Regenzeit hygromorphe und xeromorphe Blätter sich nicht sehr wesentlich in der Höhe des osmotischen Wertes unterscheiden, wie es aus dem Kurvenverlauf im Oktober zu ersehen ist. Aber diese Gleichheit ist nicht von langer Dauer, und deshalb findet auch kein Ausgleich in der Blattstruktur bei den neu entstehenden Blättern statt.

Aus Abb. 58 ist zu ersehen, daß die osmotischen Werte der *Encelia*-Pflanzen am Südhang im allgemeinen höher liegen als am Nordhang. Man sollte daraus auf günstigere Wachstumsverhältnisse am Nordhang schließen. Trotzdem ist *Encelia*, wie wir bereits erwähnten, auf Südhängen immer viel reichlicher vertreten. Wenn sie an Nordhängen fehlt, so kann dafür nicht der Wettbewerb mit einer besser ausgerüsteten Pflanzenart verantwortlich gemacht werden. Nur an ganz steilen Nordhängen käme eventuell eine Unterdrückung durch *Lippia Wrightii* in Frage. Für gewöhnlich wäre aber an den Hängen noch reichlich Platz für *Encelia* vorhanden, und wenn sie trotzdem hier nur vereinzelt auftritt, so gewinnt man durchaus den Eindruck, daß sie hier schlechter fortkommt als auf Südhängen. Wie ist dieser Widerspruch zu unseren vorhergehenden Ausführungen zu verstehen?

Die Beobachtung des Verhaltens von *Encelia*-Sträuchern am Süd- und am Nordhang während der Trockenzeit von Oktober bis Dezember 1929 erlaubt uns diese Verhältnisse folgendermaßen zu erklären: Nach der Regenzeit bilden die am Nordhang weniger der Sonne ausgesetzten Pflanzen hygromorphere Blätter als am Südhang aus. Die Wasserverhältnisse im Boden sind auf beiden Hängen ziemlich gleich günstig. Während der Trockenzeit nimmt der Wassergehalt des Bodens ständig ab, und zwar auf beiden Hängen, wie es scheint, ziemlich gleichmäßig, denn *Fouquieria splendens*, die uns als Indikator dafür dienen kann, behielt nicht etwa an dem in Frage kommenden Nordhang ihre Blätter längere Zeit als an dem Südhang. Der Wassermangel macht sich also bei den *Encelia*-Pflanzen an beiden Hängen gleichzeitig bemerkbar. Dabei sind aber die Pflanzen am Südhang mit den dürreresistenten xeromorphen Blättern entschieden im Vorteil. Die Pflanzen am Nordhang werden durch den eintretenden Wassermangel sozusagen überrascht und haben keine Zeit, an Stelle der hygromorphen Blätter genügend xeromorphe auszubilden. Sie verlieren ihre Blätter frühzeitig oder vertrocknen sogar ganz. Nur an besonders günstigen Standorten am Nordhang, an denen der Wassermangel sich viel allmählicher bemerkbar macht, vermögen die hygromorphen Pflanzen sich rechtzeitig anzupassen. Solche Standorte sind aber relativ wenige und deshalb wird *Encelia* am Nordhang in geringerer Individuenzahl vorkommen als am Südhang. Man sieht daraus, daß man sich nicht schematisch an

die gegebenen Gesetzmäßigkeiten halten darf, daß vielmehr jeder einzelne Fall eine spezielle Analyse verlangt.

Während bei *Encelia farinosa* die Blattstruktur sehr plastisch ist und sehr auffällig auf Unterschiede im Hydraturzustand reagiert, ist bei *Covillea glutinosa* der Bau viel

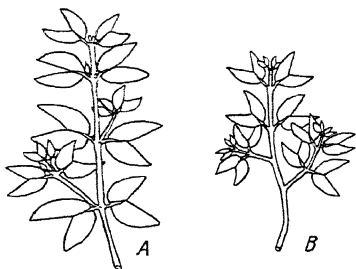



Abb. 59. Blattgröße von *Covillea glutinosa* in Abhängigkeit von den Wasserverhältnissen am Standort. *A* Strauch III auf Basaltverwitterungsboden *beim Laboratorium* (relativ günstiger Standort). *B* Strauch V von der trockenen Bajada (Tucson, Arizona).

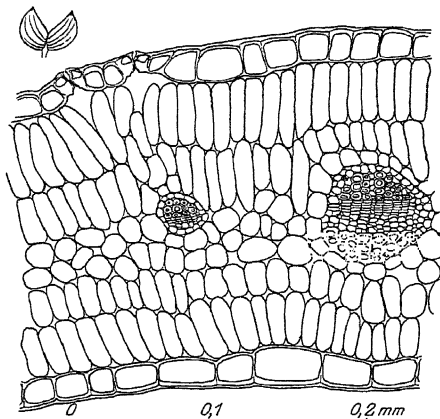



Abb. 60a. Blattquerschnitt von *Covillea glutinosa* (Strauch III beim Desert Laboratory. Links oben ein Blatt (½ natürl. Größe).

starrer fixiert. Auf Abb. 27 haben wir den Verlauf der Kurve der osmotischen Werte vom relativ günstig stehenden Strauch III beim Desert Laboratory und vom sehr trocken auf der Bajada stehenden Strauch V dargestellt. Die Hydraturverhältnisse weisen starke Unterschiede auf, die allerdings im Sommer geringer zu sein scheinen (vgl. Abb. 34).

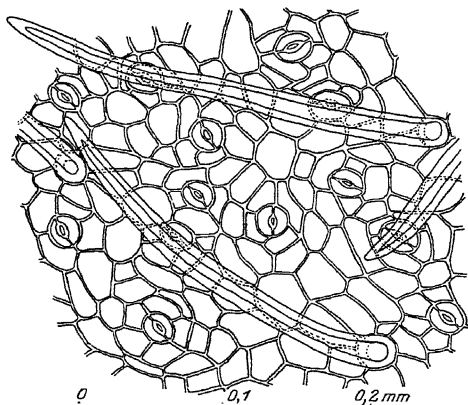



Abb. 60b. Flächenansicht der Blattunterseite von *Covillea glutinosa* mit Spaltöffnungen und vereinzelten Haaren.

Äußerlich waren bei beiden Sträuchern auch große Verschiedenheiten in der Dichte der Belaubung und in der Blattgröße festzustellen (Abb. 59). Der Blattbau zeigt xeromorphen Charakter, wenn auch die typische Aussteifung durch mechanische Gewebe, wie wir sie bei den Hartlaubpflanzen finden, fehlt (Abb. 60). Daraus erklärt sich wohl auch die Fähigkeit dieser Art, so außerordentlich große Schwankungen des Wassergehaltes der Blätter (vgl. Schratz) und des osmotischen Wertes zu ertragen.

Vergleicht man nun die Struktur der kleinen Blätter des Strauches auf der Bajada mit den großen Blättern des feuchter stehenden Strauches,

so sind die anatomischen Unterschiede auffallend gering. Die Blattquerschnitte sind fast identisch und die Blattdicke gleich, ebenso wie die Größe der Spaltöffnungen auf Flächenschnitten.

Nur bei genauen Auszählungen findet man, daß bei dem Strauch von der Bajada die Zahl der Spaltöffnungen etwas vermehrt ist, wie wir es von xeromorphen Blättern gewohnt sind:

Tabelle 108.

Zahl der Spalten von Blätter bei *Covillea glutinosa* von verschiedenen Standorten.

Standort		Bajada	W.-Laboratorium	Verhältnis
Spaltöffnungszahl pro Quadratmillimeter	Blattunterseite ...	200	117	171 : 100
	Blattoberseite	183	112	163 : 100
	Summe	383	229	167 : 100

Das Beispiel von *Encelia* und *Covillea* zeigt uns, daß dieselben Hydraturunterschiede bei verschiedenen Pflanzenarten ganz verschiedene Wirkung haben können. Während die einen Arten nur schwach reagieren, genügen bei anderen schon geringe Hydraturunterschiede, um deutliche Veränderungen der Blattstruktur hervorzurufen. Um das zu zeigen, führen wir als weiteres besonders auffälliges Beispiel der engen Beziehungen zwischen morphologisch-anatomischem Bau und der Höhe des osmotischen Wertes *Echinocactus Wislizeni* (Bisnaga, Barrel Cactus) an.

Diese unförmige Kakteenart ist in der Jugend fast kugelförmig, wird aber im Alter länger gestreckt und erreicht eine Höhe von über 1 m und einem Durchmesser von ½—¾ m. Es ist vielleicht die wasserreichste Kakteenart in Arizona. Mac Dougal (1912) konnte zeigen, daß man

Abb. 61. *Echinocactus Wislizeni* vor der Probenentnahme (Tucson, Arizona). Man beachte die deutliche Verschiebung des Vegetationspunktes nach rechts. Die Kaktee neigt sich nach SW.

diese Art jahrelang im Laboratorium ohne Wasser liegen lassen kann. Trotzdem wächst die Pflanze, wenn man sie einpflanzt, wieder weiter.

Außen ist *Echinocactus Wislizeni* mit vertikalen Rippen besetzt, an denen die großen eingekrümmten und die kleinen geraden Dornen sitzen (s. Abb. 61). Betrachten wir aber die Rippen der verschiedenen Seiten,

so bemerkt man, daß sie je nach der Himmelsrichtung verschieden ausgebildet sind. Auf der NO-Seite sind sie am breitesten, nach SW dagegen werden sie immer enger und stehen dichter zusammen. Auf dem Quer-

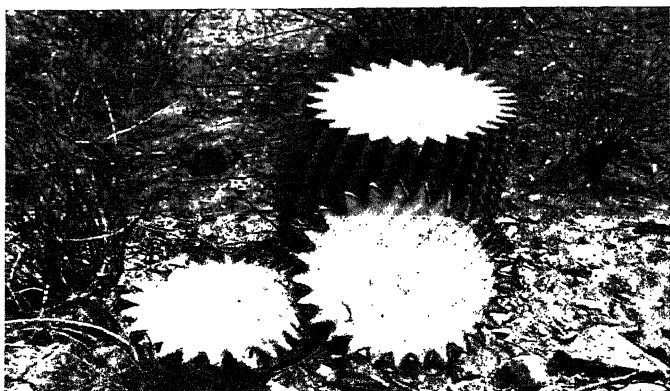



Abb. 62. Derselbe Kaktus wie auf Abb. 61 im zersägten Zustande. Die Stacheln wurden vorher abgebrannt. Man beachte am aufgestellten Querschnitt die engeren Rippen auf der rechten Seite und die deutliche Verschiebung des Gefäßbündels (dunkler Kreis) nach rechts, d. h. auf die SW-Seite. Die Streifen auf dem Querschnitt sind beim Durchsägen entstanden. Aus dem unteren Teil der Kaktee wurde der Saft für die auf S. 38 erwähnten Bestimmungen gewonnen. (Versuch am 20. Febr. 1930.)

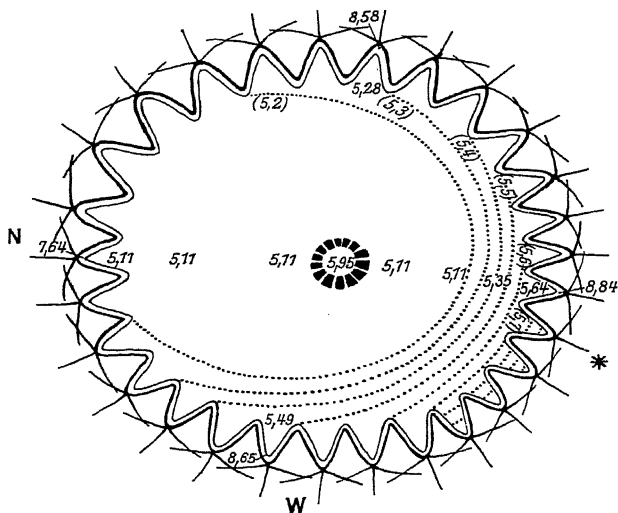



Abb. 63. Verlauf der Isosmosen auf dem Querschnitt von *Echinocactus Wislizeni*. Der morphologischen Asymmetrie entspricht eine solche in der Verteilung des osmotischen Wertes. Bei * die engsten Rippen und zugleich die höchsten osmotischen Werte. Die Zahlen bedeuten den osmotischen Wert in Atmosphären. Nähere Erläuterungen im Text.

schnitt zeigt es sich, daß das Gefäßbündel nicht genau in der Mitte liegt, sondern ebenfalls nach SW verschoben ist. Auch die Holzmasse der Gefäßbündel ist ungleich, sie ist im NO am geringsten und im SW am stärksten entwickelt. Mit einem Wort der Kaktus ist nicht radiär symmetrisch gebaut, sondern bilateral symmetrisch, wobei die Symmetrieebene eine vertikale Ebene ist, die von NO nach SW verläuft (vgl. Abb. 62 und 63).

Zu dieser Asymmetrie auf dem Querschnitt kommt noch eine solche auf dem durch die Symmetrieebene gelegten Längsschnitt. Es zeigt sich, daß der Längenzuwachs auf der NO-Seite größer ist als auf der SW Seite, das führt dazu, daß der Kaktus sich nach SW neigt (vgl. Abb. 61). Bei alten Exemplaren kann die Krümmung so weit gehen, daß sie schließlich das Gleichgewicht verlieren und da sie nur sehr oberflächlich bewurzelt sind, umkippen und im entwurzelten Zustande schließlich zugrunde gehen.

Diese Unterschiede auf den verschieden exponierten Seiten des *Echinocactus* können wir mit den Strukturunterschieden der Blätter und der verschiedenen Wachstumsintensität eines Baumes auf den verschiedenen exponierten Seiten vergleichen. Ebenso wie bei einem Baume die Sonnenblätter der Südseite xeromorpher ausgebildet sind, können wir auch hier von einem xeromorpheren Bau der SW-Seite und einem hygromorpheren Bau der NO-Seite sprechen.

Abb. 64. Blick vom Desert Laboratory (Tucson, Arizona) nach Westen auf die Tucson Mountains. Im Vordergrunde typische *Carnegiea gigantea* mit kandelaberartiger Verzweigung. Etwas weiter hinten oberer Teil eines jüngeren noch unverzweigten Exemplars. Daneben *Parkinsonia microphylla*-Sträucher.

Es lag nun nahe zu untersuchen, ob diesen morphologischen Unterschieden auch Unterschiede in der Verteilung des osmotischen Wertes entsprechen.

Ein Exemplar von *Echinocactus Wislizeni*, das 82 cm hoch war und 52 cm im Durchmesser hatte, wurde in 57 cm Höhe durchsägt (s. Abb. 62). 14 Proben wurden dem Querschnitt entnommen und der osmotische Wert der Gewebestücke bestimmt. Da bei diesen Kakteen die zufälligen Schwankungen der einzelnen Proben sehr gering sind, so konnten hier noch die 0,01 Atm. berücksichtigt werden (s. Abb. 63). Die vier Zahlen, die außerhalb des Querschnittes stehen, geben die osmotischen Werte der chlorophyllhaltigen Außenschichten wieder, die übrigen stammen aus dem Rippen- und dem inneren Rindenparenchym. Eine Probe wurde dem Mark entnommen.

Aus Abb. 63 ist sofort zu ersehen, daß die höchsten Werte auf der SW-Seite liegen, die tiefsten auf der NO-Seite. Das Maximum wurde nicht

genau erfaßt, jedoch folgt aus der Verteilung der entsprechenden Zahlen, daß es etwa bei der Rippe mit * liegen mußte. Versucht man auf Grund der gefundenen Zahlen durch das ganze innere Parenchymgewebe Linien gleichen osmotischen Wertes zu ziehen — wir können sie *Isosmosen* nennen —, so erhalten wir einen Verlauf, wie er durch die punktierten Linien angedeutet ist. Daraus geht hervor, daß der morphologischen Symmetrieebene auch eine gleiche osmotische Symmetrieebene entspricht. Wir halten dieses Zusammentreffen nicht für eine Zufallserscheinung, vielmehr dürfen wir daraus schließen, daß erstere durch die letztere bedingt wird. Die verschiedene Verteilung des osmotischen Wertes müssen wir auf die je nach Exposition verschiedenen Wasser-, Licht- und Temperaturverhältnisse zurückführen.

Abb. 65. Normale Verteilung des osmotischen Wertes auf einem Querschnitt von *Carnegiea gigantea* 25 cm unterhalb des Vegetationspunktes. Der Querschnitt ist nach einem Abdruck naturgetreu gezeichnet (1/3 natürl. Größe). Man beachte die starken Unterschiede der Rippenbreite und der Gefäßbündel auf der SW- und NO-Seite. Die Stacheln sind auf der Zeichnung weggelassen. Der osmotische Wert ist sowohl beim Chlorophyll wie beim Rippenparenchym auf der SW-Seite um etwa 1 Atm. höher als auf der NO-Seite. Versuch vom 18. März 1930 (Tucson, Arizona).

Es wäre nicht uninteressant, durch zahlreiche Probenentnahmen aus der Krone eines freistehenden Baumes auch dort den Verlauf der Isosmosen festzustellen und ihn mit der jeweiligen Blattstruktur zu vergleichen.

Ebenso wie *Echinocactus Wislizeni* zeigt auch *Carnegiea gigantea* eine verschiedene Ausbildung der Rippen auf der SW- und NO-Seite. Der Unterschied gegenüber *Echinocactus* besteht hier nur darin, daß die Unterschiede im Längenzuwachs auf den verschiedenen Seiten fehlen. Die 12 m hohen Stämme der *Carnegiea* bleiben deshalb stets kerzengerade (s. Abb. 64). Proben aus dem Rippenparenchym der Südseite und der Nordseite von *Carnegiea*-Stämmen wurden während der Trockenzeit wiederholt entnommen. Stets ergab die Südseite, wie ja zu erwarten war, höhere Werte (vgl. Abb. 65). Zum größten Erstaunen zeigte aber plötzlich eine Probe im Januar das umgekehrte Verhalten. Wiederholte Nachprüfungen ergaben, daß es sich nicht um einen Sonderfall handelte, sondern daß alle *Carnegiea*-Pflanzen sich jetzt abweichend verhielten. Diese Erscheinung konnte nur in Zusammenhang mit dem Beginn der Regenperiode gebracht werden, sie blieb aber zunächst unverständlich, bis wir auf die Beobachtungen von E. Spalding (1905) aufmerksam wurden. Spalding hatte die Veränderung der Rippenentfernungen auf der Nord- und Südseite von *Carnegiea* fortlaufend gemessen, und sie fand eine Kurve, die auf Abb. 66 dargestellt ist. Die Abszisse gibt nicht die absolute Entfernung wieder, sondern nur die Veränderungen des Rippenabstandes.

Die Rippen stehen auf der Südseite, wie wir sagten, immer näher beieinander als auf der Nordseite. Im Laufe einer Trockenzeit nimmt die Entfernung auf beiden Seiten ab, d. h. der Stamm schrumpft zusammen. Nach einem Regen aber setzt ein rasches Anschwellen ein, dabei zeigt es sich, daß die Ausdehnung auf der Südseite sofort und sehr intensiv einsetzt, während sie sich auf der Nordseite erst nach einer Reihe von Tagen bemerkbar macht und dann nur viel langsamer fortschreitet. Die Ausdehnung kommt aber auf der Südseite wieder sehr rasch zum Stillstand und macht bald, wenn kein neuer Regen kommt, einer Schrumpfung Platz, während auf der Nordseite die Ausdehnung länger anhält und viel später wieder abnimmt. Wir sehen daraus, daß auf der Südseite nach einem Regen eine raschere Absättigung der Gewebe eintritt, die vielleicht auf eine erhöhte Saugkraft zurückzuführen ist, wobei vielleicht auch die stärkere Ausbildung des Leitgewebes auf der Südseite von Bedeutung ist. Diese Absättigung muß aber einen Abfall der Zellsaftkonzentration herbeiführen, der auf der Südseite rascher einsetzt als auf der Nordseite und dazu führen kann, daß vorübergehend die Werte hier unter diejenigen der Nordseite sinken. Aber diese Umkehr kann nur vorübergehend sein, und tatsächlich geht aus Abb. 67 hervor, daß im Februar wieder die normale Verteilung vorhanden war und die osmotischen Werte der Südseite diejenigen der Nordseite übertrafen, wobei auf beiden Seiten die Werte jetzt tiefer liegen.

Abb. 66. Veränderung des Rippenabstandes auf der Südseite (ausgezogene Kurve) und der Nordseite (gestrichelte Kurve) eines *Carnegiea*-Stammes (nach Angaben von E. Spalding). Am 6. Febr. fielen 13,5 mm Niederschläge. Die Ausdehnung setzt auf der Südseite sofort ein, auf der Nordseite dagegen erst nach einigen Tagen.

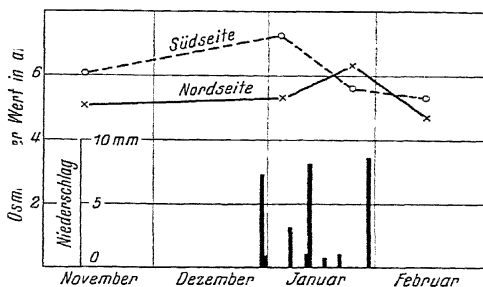



Abb. 67. Die Höhe des osmotischen Wertes auf der Süd- und Nordseite (Rippenparenchym) bei *Carnegiea gigantea* vor und nach der Winterregenperiode. Die Proben sind verschiedenen Pflanzen entnommen worden. Nur die gleichtägigen Proben sind streng genommen vergleichbar. Während normalerweise die Werte auf der Südseite immer höher liegen, kann nach stärkeren Niederschlägen vorübergehend eine Umkehr eintreten (Ende Januar).

Fragen wir uns nun, wie die einzelnen Gewebe sich nach einem Regen verhalten, so scheint eine am 19. März 1930 ausgeführte Messung dafür zu sprechen, daß das Rippenparenchym sich früher mit Wasser

absättigt als das Chlorophyllgewebe. Im März 1930 herrschte längere Zeit hindurch Trockenheit und die Kakteen zeigten normale Verteilung des osmotischen Wertes, d. h. die Südseite wies höhere Zellsaftkonzentrationen auf. Am 16.—18. März regnete es fast ununterbrochen, und es fielen 56 mm Regen auf einmal. Gleich am 19. März wurden Proben bei einer 4,5 m hohen am SW-Hang des Tumamoc stehenden *Carnegiea* entnommen. Sie ergaben folgende osmotische Werte:

Tabelle 109.

Südseite	Chlorophyllgewebe — 8,12 Atm.	Nordseite	Chlorophyllgewebe — 7,73 Atm.
	Rippenparenchym — 5,18 „		Rippenparenchym — 5,80 „

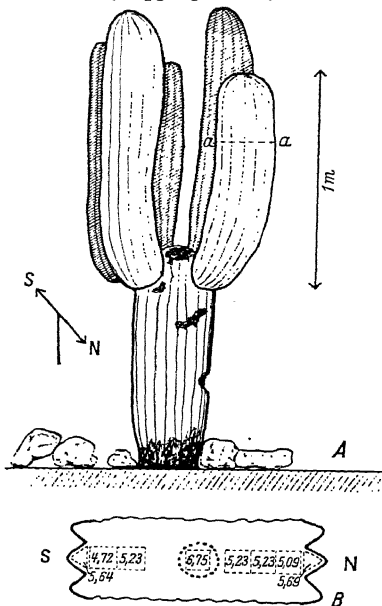



Abb. 68. Verteilung des osmotischen Wertes (B) auf dem Querschnitt (a - - - a bei A) eines beschatteten Seitenastes von *Carnegiea gigantea*. Nähere Erläuterungen im Text.

Während also das Chlorophyllgewebe auf der Südseite noch die höheren Werte aufweist, ist im Rippenparenchym durch Wasseraufnahme schon die Umkehr eingetreten.

Daß die Unterschiede in der Höhe des osmotischen Wertes nur durch die ungleichen Außenbedingungen, denen die einzelnen Seiten ausgesetzt sind, hervorgerufen werden, geht daraus hervor, daß die morphologischen Unterschiede fehlen, wenn ein Stamm von Süden her beschattet wird. Gleichzeitig fehlen dann auch die Unterschiede in der Höhe des osmotischen Wertes.

Vom 28. Jan. 1930 bis 22. Febr. 1930 war kein Regen gefallen. Die *Carnegiea*-Pflanzen zeigten deshalb Mitte Februar die normale Verteilung des osmotischen Wertes. So ergab eine Bestimmung am 14. Febr. für das Rippenparenchym auf der Südseite 5,33 Atm. und auf der Nordseite 4,72 Atm. Am 18. Febr. wurde eine *Carnegiea* untersucht, deren Hauptstamm abgestorben war und die fünf vertikal stehende Seitenäste gebildet hatte (s. Abb. 68). Zur Untersuchung wurde der nach Norden gekehrte und von den anderen Ästen gegen die Sonne geschützte Ast gewählt. 40 cm unterhalb der Spitze wurde ein Querschnitt hergestellt. Die Rippenbreite zeigte auf der Nord- und Südseite keinen sichtbaren Unterschied. Die Verteilung der osmotischen Werte längs einer NS-Linie ist aus dem schematischen Querschnitt zu ersehen. Man bemerkt, daß die frei exponierte Nordseite hier sogar einen etwas höheren Wert aufweist als die beschattete Südseite.

Es war nun interessant festzustellen, wie sich die Verteilung der osmotischen Werte ändert, wenn man abgeschnittene Sprosse oder entwurzelte Individuen von Kakteen allmählich in der Sonne austrocknen läßt.

Wir wollen nur je einen Versuch von *Carnegiea* und *Echinocactus* anführen. Im April 1928 war ein 65 cm langes Spitzenstück eines Seitenastes bei *Carnegiea* abgesägt worden. Es stand seit dieser Zeit an einer

Steinmauer angelehnt und fast die ganze Zeit der vollen Sonne ausgesetzt. Am 20. Jan. 1930 wurde in der Mitte dieses Stückes ein Querschnitt durchgelegt und Proben in der Richtung von Norden nach Süden entnommen (s. Abb. 69). Das Gewebe auf dem Querschnitt sah noch durchaus normal aus; die der Sonne zugekehrte Seite war namentlich an der Spitze deutlich gelb verfärbt; das Parenchym war stark geschrumpft, so daß es nicht möglich war, das Chlorophyllgewebe und das Rippenparenchym gesondert zu untersuchen.

Die osmotischen Werte sind deutlich angestiegen und dürften die Maximalwerte nahezu erreicht haben. Der Anstieg ist im Verhältnis zu den Wasserverlusten nicht sehr bedeutend. In den 21 Monaten werden beträchtliche Verluste an osmotisch wirksamer Substanz durch Veratmung verloren gegangen sein. Auffallend in der Verteilung der Werte ist das regelmäßige Hydraturgefälle von Norden nach Süden (vgl. Abb. 69 mit Abb. 65).

Abb. 69. Austrocknungsversuch mit *Carnegiea gigantea*. Verteilung der osmotischen Werte auf dem Querschnitt

Genauer wurde die Verteilung des osmotischen Wertes bei einem etwa 9 Monate entwurzelt auf der Seite gelegenen Exemplar von *Echinocactus Wislizeni* untersucht. Das Exemplar lag so, daß die normalerweise der Sonne zugekehrte Seite auch in liegender Stellung der stärksten Besonnung ausgesetzt war. Diese Seite zeigte deutliches Gelbwerden der äußeren Gewebe.

Die Verteilung der osmotischen Werte auf dem Längsschnitt wies keine Besonderheiten auf. Das Exemplar war 41 cm lang, und es wurden je vier Proben zwischen Spitzen- und Basalteil in regelmäßigen Abständen entnommen:

Tabelle 110.

Die Verteilung des osmotischen Wertes auf dem Längsschnitt durch ein 9 Monate trocken liegendes Exemplar von *Echinocactus Wislizeni.*

	Spitzenteil.	
Rinde Sonnenseite	Vegetationspunkt 10,79	Rinde Schattenseite
9,15	Mark	8,86
10,25	9,32	9,37
10,96	8,58	9,54
9,39	7,54	10,00
	Basalteil.	

Die Werte sind gegenüber den normalen fast auf das Doppelte gestiegen. Von dem in der Mitte geführten Querschnitt wurden so zahlreiche Proben entnommen, daß es möglich war, den Verlauf der Isosmosen genauer

festzustellen (vgl. Abb. 70). Wir sehen auch hier ein regelmäßiges Hydraturgefälle von der beschatteten Seite zu der besonnten, jedoch ist das Gefälle viel steiler als bei normalen Exemplaren (vgl. Abb. 63). Abweichend von den normalen Verhältnissen sind die Werte des Chlorophyllgewebes. Bei frischen Exemplaren hat das Assimilationsgewebe immer die höchsten Werte. Das Austrocknen ist, wie wir bereits erwähnten, bei den Kakteen mit Vergilben verbunden. Die Werte vom Assimilationsgewebe müssen deshalb sinken. Durch starke Wasserverluste kann aber dieser Abfall des osmotischen Wertes verdeckt werden und sogar einem Anstieg Platz machen. Vergleichen wir die Werte des Chlorophyllgewebes der Abb. 70

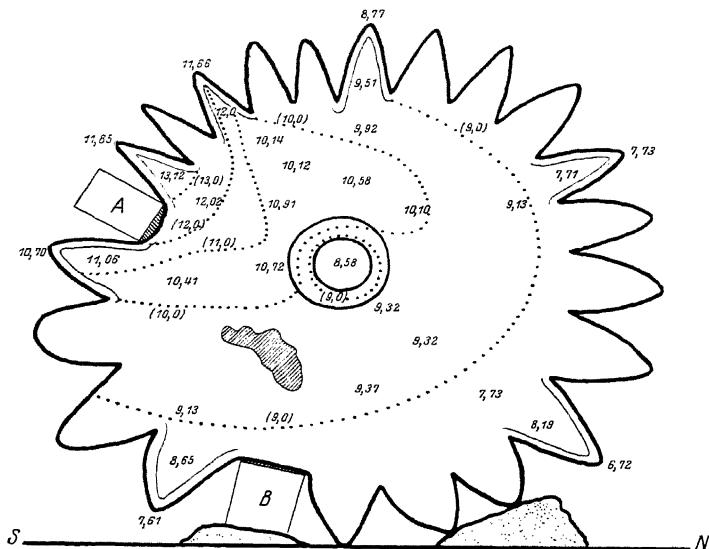



Abb. 70. Verlauf der Isosmosen bei einem 9 Monate lang entwurzelt liegenden Exemplar von *Echinocactus Wislizeni*. Die stärkste Schrumpfung der Gewebe und die höchsten osmotischen Werte finden wir auf der Sonnenseite. Bei *A* und *B* wurden 75 Tage vor Abschluß des Versuches Proben entnommen und die Wunden mit Pfropfwachs gut verschlossen. Die Bestimmungen ergaben folgende osmotische Werte: bei *A* Chlorophyllgewebe — 11,68 Atm., Rippenparenchym — 11,46 Atm.; bei *B* Chlorophyllgewebe — 7,37 Atm., Rippenparenchym — 5,25 Atm. Schraffierte Stellen bedeuten totes Gewebe.

mit denjenigen der Abb. 63, so bemerken wir, daß auf der beschatteten Seite die Werte jetzt niedriger liegen, obgleich das Rindenparenchym einen stärkeren Anstieg zeigt; auf der Sonnenseite dagegen sind die Werte des Chlorophyllgewebes höher als bei normalen Pflanzen, aber auch hier sind sie jetzt niedriger als bei dem Rippenparenchym der Sonnenseite, bei dem der osmotische Wert das 2½fache des normalen erreicht hat. Diese Beispiele zeigen uns also, daß die Unterschiede in bezug auf die Hydratur auf der Nord- und Südseite auch beim Austrocknen bestehen bleiben und sich sogar noch verschärfen.

Die ungleiche Hydratur auf verschieden exponierten Seiten der Kakteen hat zur Folge, daß auch die „physiologische Stimmung“ der Gewebe auf den verschiedenen Seiten ungleich ist. Nicht nur das Wachstum zeigt Unterschiede, die eine morphologisch-anatomische Asymmetrie des

Querschnittes nach sich ziehen, sondern auch die Blühreife und die Blühwilligkeit ist auf der Südseite eine andere als auf der Nordseite.

Pachycereus Pringlei — die größte Art unter den Riesenkakteen, im nördlichen Mexiko heimisch — zeigt deutlich dieselbe Verengung der Rippen auf der SW-Seite wie *Carnegiea gigantea*. Zugleich konnte hier auch im März 1930 beobachtet werden, daß die Blütenknospen am dichtesten auf den SW-Rippen saßen, während sie auf den NO-Rippen ganz fehlten (s. Abb. 71 und 72). Die erste Knospe, die sich öffnete, saß an der Stelle, wo die Rippen am engsten waren. Bei *Carnegiea gigantea* konnten wir die Verteilung der Blütenknospen in Beziehung zur Himmelsrichtung nicht selbst beobachten, weil wir bereits Anfang April Arizona verließen und die Knospen zu dieser Zeit noch zu klein waren. Aber auf den zahlreichen Abbildungen von blühenden *Carnegiea*-Stämmen kann man die einseitige Stellung der Knospen deutlich beobachten. Stets ist es auch hier die Seite, die die engsten Rippen aufweist.

Abb. 71. Blühendes Exemplar von *Pachycereus Pringlei*. Die Knospen sitzen einseitig auf der SW-Seite der Stämme. Aufnahme E. Walter am 27. März 1930 bei Libertad (Sonora, Mexiko).

Daraus geht deutlich hervor, daß enge Beziehungen zwischen dem Hydraturzustand und der Blühwilligkeit von Pflanzen bestehen müssen.

Nach Klebs unterscheiden wir drei Stadien der Blütenbildung: Die Blühreife, die Blütenanlage und die Blütenentfaltung. Fragen wir uns, durch was für Faktoren die ersten beiden Stadien begünstigt werden, so sind es vor allen Dingen niedere Temperatur und hohe Lichtintensität, die auslösend wirken, wobei namentlich die sonst reizphysiologisch wenig wirksamen roten Strahlen von großer Bedeutung sind. Ebenso wissen wir, daß Wassermangel im Boden oder starke Transpiration die Blühreife fördern, und daß schwach wachsende Kurztriebe zum Blühen neigen im Gegensatz zu stark wachsenden Langtrieben. Die Blütenbildung wird also in allen denjenigen Fällen begünstigt, wenn eine Erhöhung des osmotischen Wertes eintritt, und es liegt nahe, in dieser Erhöhung die primäre Ursache zu sehen. Das würde ja, nur in etwas anderen Worten ausgedrückt, dieselbe Schlußfolgerung sein, zu der auch Klebs kommt, indem er vor allen Dingen auf die Bedeutung der Konzentration der organischen Stoffe hinweist. Auch Nährsalzmangel begünstigt die Blütenbildung. Wie dieser Faktor sich auf die Höhe des osmotischen Wertes auswirkt, wissen wir noch nicht. Aber man findet bereits, wie wir noch sehen werden, Angaben, daß z. B. Stickstoffmangel zu einer Erhöhung des osmotischen Wertes

führt, und gerade Stickstoffhunger erhöht nach den neuerdings von Maximow (1929b) gemachten Beobachtungen neben Keimung bei niederer Temperatur und Veränderung der Tageslänge die Tendenz zur reproduktiven Entwicklung. Da außerdem Nährsalzmangel das vegetative Wachstum hemmt, so ist schon aus diesem Grunde anzunehmen, daß eine Erhöhung des osmotischen Wertes eintritt.

Für die Bedeutung des osmotischen Wertes bei Erreichung der Blühreife sprechen auch die Beobachtungen an Stecklingen (vgl. Literatur bei Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie II, S. 173—183): Im Mai gemachte Begonienstecklinge gelangen nach Sachs erst im November zur Blüte, dagegen Julistecklinge von blühenden Pflanzen, die sicher einen höheren osmotischen Wert besitzen als im Mai, bereits im September. Goebel fand, daß bei *Achimenes Haageana* Blattstecklinge von blühenden Pflanzen sofort Blüten erzeugen, während die Stecklinge von jüngeren Pflanzen vegetativ wachsen, was durch Erfahrungen von Klebs an *Sempervivum* bestätigt wird. Nach Dostal bilden bei *Circaea* Stecklinge aus basalen Blättern mit Achselknospen Ausläufer, aus mittleren Blättern — Laubsprosse, während diejenigen aus oberen Blättern zum Blühen gelangen. Wir wissen aber, daß bei krautigen Sprossen der osmotische Wert mit der Insertionshöhe stark ansteigt, und so finden wir auch hier, daß Stecklinge aus Blättern mit höherem osmotischen Wert leichter zum Blühen gelangen. Wir stimmen damit vollkommen mit Goebel überein, der als ausschlaggebend bei den Stecklingsversuchen nicht den Ort, von dem der Steckling entnommen wurde, sondern die stoffliche Beschaffenheit an demselben ansieht. Und wenn Jost zum Schluß seiner Betrachtungen über Blütenbildung in seiner Physiologie ausführt, daß wir keine Beweise für das Vorhandensein bestimmter blütenbildender Stoffe, wie sie Sachs annahm, haben und daß ausschlaggebend für die Qualität der resultierenden Gestaltungen ein gewisser Zustand des Protoplasmas ist, der seinerseits die Folge der ersten durch Klebs hervorgehobenen Veränderungen der „inneren Bedingungen“ sein könnte, so ist damit gerade das ausgesprochen, was wir betonen wollen. Denn nicht der osmotische Wert als solcher wird natürlich die Blütenbildung begünstigen, sondern der Hydraturzustand des Protoplasmas, für den uns der osmotische Wert als Indikator dient.

Abb. 72. Einzelne Stämme des auf Abb. 71 wiedergegebenen Exemplars von *Pachycereus Pringlei*. Die einseitige Stellung der Blütenknospen ist deutlicher zu sehen. Die Knospen auf der SW-Seite sind am weitesten entwickelt und eine Blüte hat sich hier bereits geöffnet. Aufnahme E. Walter.

Bemerkt sei noch, daß ein solcher bestimmter Hydraturzustand sicher nur für die Blühreife und die ersten Stadien der Blütenanlage von Bedeutung ist, nicht aber für die Blütenentfaltung. Denn vergleicht man späterhin Pflanzen mit voll entfalteten Blüten und daneben stehende sterile, so läßt sich meist kein Unterschied in der Höhe des osmotischen Wertes feststellen (Tab. 41 und 42). Da die Blütenentfaltung nur ein Wachstum der bereits früher determinierten Anlagen ist, so können wir sogar annehmen, daß die Blütenentfaltung, wie alle Wachstumsvorgänge, durch niedrige osmotische Werte begünstigt wird. Zur Blütenentfaltung kommt es deshalb in der Wüste stets nur unter günstigen Wasserverhältnissen, während bei Wassermangel auch das Wachstum der Blütenstände sofort eingestellt wird.

Nur eingehende Versuche mit fortlaufenden Bestimmungen des osmotischen Wertes werden uns genaueren Aufschluß geben über die Grenzwerte der Hydratur, die erreicht sein müssen, damit die Pflanze in das Stadium der Blühreife tritt und eine entsprechende Determination der Anlagen am Vegetationspunkt eintritt.

Wir hatten bisher stets Teile einer Pflanze oder Pflanzen einer Art miteinander verglichen, also von den funktionellen Anpassungen gesprochen und dabei einen deutlichen Parallelismus zwischen osmotischem Wert und xeromorpher Struktur gefunden.

Bestehen diese Beziehungen aber auch beim Vergleich von verschieden xeromorphen Arten, also bei den ökologischen Anpassungen?

Bevor wir diese Frage beantworten, müssen wir auf die Vergleichbarkeit verschieden xeromorpher Arten etwas eingehen.

Die anatomisch-morphologischen Eigenschaften einer Art können wir nur zum geringsten Teil als Anpassungserscheinungen an die Umgebung betrachten, vielmehr ist das Grundgerüst im Aufbau der Arten im Laufe der langen phylogenetischen Entwicklung festgelegt worden und wird durch die jeweiligen Anpassungsmerkmale der jetzigen Arten nur in der einen oder anderen Richtung etwas verändert. Will man die Beziehungen zwischen einer physiologischen Eigenschaft und den anatomisch-morphologischen Anpassungen der Arten aufdecken, so muß man deshalb dafür sorgen, daß die miteinander verglichenen Arten in ihrem Grundgerüst möglichst übereinstimmen und sich nur durch die jeweiligen speziellen Anpassungserscheinungen voneinander unterscheiden.

Wir dürfen annehmen, daß das Grundgerüst im Aufbau der Arten um so ähnlicher ist, je näher sie miteinander verwandt sind. Deshalb sollte man für vergleichende ökologische Untersuchungen nur Arten einer Gattung oder sehr nahe verwandter Gattungen oder Untergattungen verwenden. Gleichzeitig sollen sich aber die zum Vergleich herangezogenen Arten derselben Gattung ihrem ökologischen Verhalten nach möglichst stark unterscheiden.

Gegen diese Forderung wird heutzutage namentlich bei den Transpirationsuntersuchungen noch stark gesündigt, indem man Arten miteinander vergleicht, die im System sehr weit voneinander entfernt stehen und die sich durchaus nicht nur in bezug auf ihre Anpassungseigenschaften, sondern ihrem ganzen Aufbau nach grundlegend unterscheiden. Es ist deshalb kein Wunder, wenn die einzelnen Forscher zu ganz verschiedenen Resultaten gelangen. Nur Keller hat durch den Vergleich seiner ökologischen Reihen dieses Prinzip konsequent durchgeführt, indem er stets nur Arten einer Gattung heranzog, und dabei auch ganz eindeutige Ergebnisse erzielte. Es darf auch nicht vergessen werden, daß je nach der spezifischen Struktur

der Art, auf die ein Außenfaktor einwirkt, die Anpassungsänderung in ganz verschiedener Richtung erfolgen kann. Es gibt deshalb nicht eine bestimmte „Xeromorphie", sondern sehr verschiedene „ Xeromorphien". Es ist ganz ausgeschlossen, alle Pflanzen nach dem Grad ihrer Xeromorphie in eine fortlaufende Reihe anzuordnen und verschiedene Xeromorphosen ohne weiteres gleichzusetzen. Deswegen darf man auch die Ausdrücke „xeromorph" und „hygromorph" nur als relative Begriffe gebrauchen. Es gibt z. B. alpine Pflanzen, die im Vergleich zu anderen alpinen Arten xeromorph sind. Damit soll aber noch lange nicht gesagt sein, daß wir sie den xeromorphen Wüstenpflanzen gleichsetzen dürfen. Und dasselbe gilt auch für unsere einheimischen „Xerophyten".

Legen wir uns die Frage nach den Beziehungen zwischen der Höhe des osmotischen Wertes und der Xeromorphie der Arten vor, so dürfen wir zum Vergleich nur möglichst nahe verwandte Arten heranziehen. Außerdem müßten wir, streng genommen, für jede Art das Verhalten des osmotischen Wertes unter verschiedensten Bedingungen kennen. Dafür liegt aber noch nicht genügendes Zahlenmaterial vor, und wir begnügen uns deshalb hier damit, entweder gleichzeitige Bestimmungen anzuführen, sofern die Vergleichsarten nahe beieinander standen, oder die Extremwerte miteinander zu vergleichen, wobei bei wenigen Bestimmungen natürlich noch nicht die gesamte Variationsbreite erfaßt worden ist. Wir möchten deshalb besonders betonen, daß den weiter unten angeführten Zahlenreihen nur mehr orientierender Charakter zukommt.

a) Höhe des osmotischen Wertes und Sukkulenzgrad der Kakteen.

Den höchsten Sukkulenzgrad, d. h. die relativ zum Volumen kleinste Oberfläche besitzen die Riesenkakteen mit sehr beträchtlichem Durchmesser. Bei ihnen findet man die niedersten osmotischen Werte. Zum Vergleich wurden bei diesen Formen nur Proben vom Wassergewebe genommen, da die anderen Gewebe einen so verschwindend geringen Teil ausmachen, daß sie den Mittelwert nicht merkbar beeinflussen können. Geringer ist der Sukkulenzgrad schon bei der zweiten Gruppe von kleinen säulenförmigen oder kugelförmigen Kakteen, noch geringer bei den Flachopuntien, von denen nur *Opuntia laevis* und *Opuntia castillae (megacantha)* noch sehr dicke und fleischige Flachsprosse besitzen. Den geringsten Sukkulenzgrad weisen die zylindrischen *Opuntien* auf und unter ihnen namentlich die kaum bleistiftdicken Sprosse von *Opuntia arbuscula* und *Opuntia lepticaulis*. In der folgenden Tabelle sind diese vier Gruppen unterschieden und in jeder die Anordnung nach dem, dem Augenschein nach geschätzten, Sukkulenzgrad getroffen. Bei Arten, von denen weniger als 15 Bestimmungen vorliegen, ist die genaue Zahl der Bestimmungen in Klammern angegeben.

Tabelle 111.

I. Riesenkakteen:			
Pachycereus Pringlei	4,2—6,2	Atm.	(5)
Echinocactus Wislizeni	4,9—5,6	„	
Carnegiea gigantea	4,1—7,7	„	
Lemaireocereus Thurberi	4,4	„	(1)
Lophocereus Schottii	4,7—4,9	„	(2)
II. Kleine säulen- oder kugelförmige Kakteen:			
Mammilaria Grahami	4,8— 5,8	Atm.	(2)
Echinocereus rigidissimus	8,1	„	(1)
„ *Fendleri*	5,4	„	(1)
„ *polyacanthus*	3,7	„	(1)

III. Flache Opuntien:

Opuntia castillae (*megacantha*)	6,9 — 8,2	Atm. (2)	angepflanzt!
laevis	6,4	(1)	
phaeacantha-toumeyi	8,1 — 15,8		
,, *-blakeana*	8,8 — 15,4		
discata	11,6	(1)	
Santa Rita	8,9 — 9,8	(1)	
basilaris	17,2	(1)	
polyacantha	17,5	(1)	

IV. Zylindrische Opuntien:

Opuntia spinosior	16,1	Atm.	(1)
,, *versicolor*	7,4 — 17,8	,,	
,, *arbuscula*	19,4	,,	(1)
,, *lepticaulis*[1])	11,0 — 14,2	,,	

Vergleicht man diese Tabelle, so ist ein Anstieg des osmotischen Wertes bei den Arten mit geringeren Sukkulenzgraden nicht zu verkennen, selbst wenn man berücksichtigt, daß für viele Arten nur vereinzelte Stichproben vorliegen.

b) Höhe des osmotischen Wertes und Sukkulenzgrad bei blattsukkulenten Liliaceen und Amaryllidaceen.

Die Zahl der Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Arten dieser Gruppe ist nicht sehr groß. Was den Sukkulenzgrad anbelangt, so ist er bei der großen *Agave mexicana* sicher am höchsten, bei der kleinen *Agave Palmeri* nur wenig geringer. Über den Sukkulenzgrad bei *Agave Schottii* und bei der nicht sicher als *Yucca macrocarpa* bestimmten *Yucca*-Art läßt sich ohne Oberflächenmessungen schwer etwas sagen. Dagegen ist es sicher, daß der Sukkulenzgrad der nächsten drei Arten: *Yucca elata*, *Dasylirion Wheeleri* und *Nolina microcarpa* nur sehr gering ist. Die Blätter dieser Pflanzen sind sehr derb und hart, der anatomische Bau eines *Dasylirion*-Blattes ist zur Genüge bekannt. Immerhin können wir diese Pflanzen noch zu den Sukkulenten rechnen, denn das innere Parenchymgewebe dient der Wasserspeicherung. Es ist deshalb zu jeder Jahreszeit leicht, genügende Preßsaftmengen aus den Blättern zu gewinnen. Die Werte von Harris für *Yucca elata* und *Dasylirion*, die er selbst als fraglich bezeichnet, sind sicher zu hoch. Aus der unten angeführten Tabelle ist der Parallelismus zwischen Sukkulenzgrad und der Höhe des osmotischen Wertes ohne weiteres zu ersehen.

Tabelle 112.

	Vergleichbare Mittelwerte	Extremwerte	Zahl der Bestimmungen
Agave mexicana	12,9	(12,6 — 14,7)	3
,, *Palmeri*	13,7	(10,7 — 20,7)	15
,, *Schottii*	14,3	(11,5 — 14,3)	2
Yucca macrocarpa	16,7	(14,4 — 23,2)	10
,, *elata*	20,1	(18,1 — 20,1)	3
Dasylirion Wheeleri	20,7	(18,3 — 21,9)	7
Nolina microcarpa	21,6	(16,7 — 21,6)	6

1) Höchstwerte konnten nicht bestimmt werden, da von Pflanzen an trockeneren Standorten kein Preßsaft zu erhalten war (die Sprosse sind sehr stark verholzt und der Zellsaft sehr schleimig).

c) Gleichzeitige Bestimmungen des osmotischen Wertes von nahe-verwandten, aber ökologisch verschiedenen Arten.

In Arizona kommen drei *Parkinsonia*-Arten vor. Die eine *Parkinsonia Torreyana* wächst nur in der Nähe von Flußbetten und besitzt relativ große und zarte Fiederblätter, die zweite *Parkinsonia microphylla* wächst auf den Felshängen mit *Carnegiea* zusammen und geht sogar noch weiter auf trockenere Standorte hinaus. Sie besitzt außerordentlich kleine und xeromorphe Fiederblätter. Die dritte *Parkinsonia aculeata* ist nur im äußersten Süden von Arizona heimisch und kommt sonst mehr im nördlichen Mexiko vor. Bei ihr sind die Fiederblätter fast ganz reduziert, und es entwickeln sich nur die grünen Blattspindeln.

Parallelproben wurden nur von den ersten zwei entnommen, wobei die Sträucher jedesmal nur wenige Meter voneinander entfernt waren. Die xeromorphere Art besaß beide Male etwas höhere Werte:

Tabelle 113.

	10. XI.	13. XI.
Parkinsonia microphylla	29,7	30,6
„ *Torreyana* .	23,6	27,1

Aus dem Mittelmeergebiet können wir die Kurve von zwei am selben Standorte wachsenden *Pistacia*-Arten wiedergeben. *Pistacia lentiscus* ist immergrün und besitzt Hartlaub, *Pistacia therebintus* ist sommergrün und

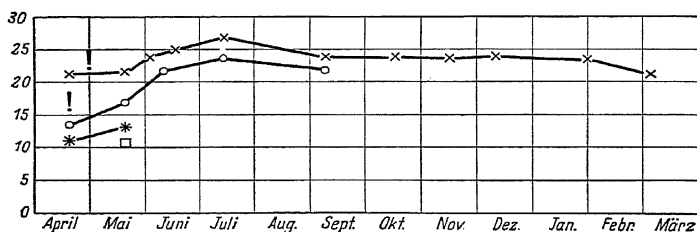



Abb. 73. Jahreskurve des osmotischen Wertes von *Pistacia lentiscus* (×) im Vergleich zu der Kurve von *P. therebintus* (○) von April bis September. Osmotische Werte von *Rhus coriaria* (∗) und *Vitis vinifera* (□). ! bedeutet den Zeitpunkt des Austreibens (aus Braun-Blanquet und H. Walter).

besitzt weiche Blätter (Abb. 73). Ebenso können wir die Hartlaubpflanze *Smilax aspera* mit der sommergrünen *Tamus communis* vergleichen.

Smilax aspera . . .	19,8—21,3	Montpellier,
Tamus communis .	11,1	am 17. April 1929.

Von den beiden südeuropäischen *Lonicera*-Arten, *L. implexa* und *L. etrusca*, weist letztere die höheren osmotischen Werte auf, doch ist es hier schwer zu sagen, welche xeromorpher ist. *L. etrusca* besitzt dünnere, aber stärker behaarte Blätter, während *L. implexa* deutlich sukkulente Blätter hat.

Um einige Beispiele aus der gemäßigten Zone zu nennen, führen wir zum Vergleich die Werte von xeromorpheren Sonnenarten und hygromorpheren Schattenarten derselben Gattung an. Die ersten zwei Beispiele stammen aus den Rocky Mountains (Colorado), die übrigen aus Deutschland. Die Probenentnahme bei den Vergleichspaaren erfolgte stets fast gleichzeitig.

Tabelle 114.

Sonnenart:			Schattenart:		
Galium boreale	sonnig	10,9 Atm.	*Galium triflorum*		8,4 Atm.
	schattig	10,1 „	*Geranium Richardsonii*	sonnig	9,5 „
Geranium caespitosum		10,0		schattig	7,7 „
Anemone silvestris		20,0	*Anemone nemorosa*		10,6 „
Asperula tinctoria		17,0	*Asperula odorata*		8,2 „
Galium verum		11,4	*Galium silvaticum*		9,8 „
Geranium sanguineum		11,1	*Geranium Robertianum*		6,0 „
Galium boreale		15,4	*Galium mollugo*		13,6 „

Weniger gut vergleichbar sind folgende, in Ungarn gefundene Grenzwerte für verschiedene Arten derselben Gattung, denn es handelt sich mehr um zufällige Stichproben (Tab. 115). Aber auch sie bestätigen die allgemeine Regel, daß sich bei verschiedenen naheverwandten Arten deutliche Beziehungen zwischen der Höhe des osmotischen Wertes und der morphologisch-anatomischen Struktur feststellen lassen, und zwar entspricht einem höheren Sukkulenzgrad ein niederer osmotischer Wert und einer xeromorpheren Struktur stets ein höherer osmotischer Wert. Durch die Untersuchungen von Keller kann als bewiesen angenommen werden, daß die xeromorphe Struktur der Sonnenarten im Vergleich mit naheverwandten Schattenarten stets mit einer dichteren Blattnervatur und einer größeren Zahl von Spaltöffnungen verbunden ist. Von den oben angeführten Gattungen sind z. B. die Gattungen *Galium*, *Asperula*, *Anemone* und *Stachys* von Keller untersucht worden. Wir finden also auch hier dieselben Beziehungen zwischen osmotischem Wert und den quantitativen anatomischen Merkmalen, wie wir sie für Sonnen- und Schattenblätter derselben Art erwähnten. Auf diesen Parallelismus ist vom Verfasser schon früher hingewiesen worden, die neueren Untersuchungen bestätigen vollkommen diese Anschauung.

Tabelle 115.

Vergleich der osmotischen Werte von verschiedenen Arten derselben Gattung (die Arten innerhalb der Gattung sind nach zunehmender xeromorpher Struktur angeordnet):

Art	Wert	Art	Wert
Carex acutiformis	12,4 - 14,7 Atm.	*Vinca herbacea* (sommergrün)	12,5 Atm.
„ *humilis*	17,8 - 42,9 „	*Vinca minor* (wintergrün)	15,9 „
Festuca vaginata	20,1 „	*Stachys palustris*	8,1 „
„ *sulcata*	22,0 - 39,1 „	„ *silvatica*	9,7 „
Iris pseudacorus	9,3 „	„ *recta*	14,6 „
„ *pumila*	9,3 „	„ *germanica*	9,7—37,0 „
Clematis vitalba	16,6 - 18,4 „	*Teucrium chamaedrys*	14,5—32,5 Atm. (Max!)
„ *recta*	27,6 „	„ *montanum*	17,9—27,1 „ (Max noch höher!)
Sedum maximum	4,7 „	*Veronica anagallis*	11,0 „
„ *album*	5,7 „	„ *spicata*	21,4 „
„ *acre*	5,7 „	*Asperula odorata*	10,9 „
„ *reflexum*	6,7 „	„ *cynanchica*	11,2—13,1 „
„ *boloniense*	5,9 - 8,0 „	*Galium cruciata*	8,6 „
Prunus spinosa	17,6 - 22,9 „	„ *silvaticum*	9,1 „
„ *mahaleb*	23,9 „	„ *mollugo*	10,7 „
Mercurialis annua	9,8 - 10,5 „	„ *verum*	19,7 „
„ *ovata*	17,7 - 19,4 „	*Artemisia campestris*	12,9—20,7 „
Helianthemum nummularium	19,5 „	„ *absynthium*	13,7—19,9 „
Helianthemum fumana	16,9 - 26,4 „		
Peucedanum oreoselinum	20,5 „		
„ *cervaria*	24,9 „		

Aber es sind auch bereits einzelne Ausnahmen von diesem Parallelismus bekannt geworden. Diese Ausnahmen sind besonders interessant, erstens weil sie uns davor bewahren, zu rasch die an bestimmten Pflanzengruppen gefundenen Beziehungen zu verallgemeinern, zweitens weil vielleicht gerade die Ausnahmen dazu berufen sein werden, uns näher über das Wesen der Kausalverhältnisse aufzuklären. Zunächst wissen wir, daß die xeromorphe Struktur der Sonnenblätter mit Reduktion der Blattgröße und der Zellgröße, sowie Vergrößerung der Zahl der Spaltöffnungen und der Nervaturdichte verbunden ist. Alle diese quantitativ-anatomischen Merkmale sind meistens, wie es namentlich durch die umfangreichen statistischen Untersuchungen von Salisbury nachgewiesen wurde, stark korrelativ miteinander verbunden. Die Blattgröße wird aber nicht nur durch Trockenheit reduziert, sondern auch durch starken Lichtmangel oder übermäßige Feuchtigkeit. Maximow hat darauf aufmerksam gemacht, daß Hand in Hand damit auch eine Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen und eine Verdichtung der Nervatur einhergeht. Wir sahen aber am Beispiel von den Kümmerblättern im tiefen Schatten der Baumkronen, daß dabei keineswegs eine Erhöhung des osmotischen Wertes eintritt; im Gegenteil der osmotische Wert weist bei solchen Hungerblättern ein Minimum auf. Hier hört also der Parallelismus zwischen den quantitativ anatomischen Merkmalen und dem osmotischen Wert auf. Auch Rettig konnte solche Abweichungen bei seinen in feuchter Luft kultivierten *Sinapis alba*-Pflanzen wahrnehmen. Die Verkleinerung der Blätter beruht hier auf einem Mangel an Nährstoffen. Allerdings unterscheiden sich solche Kümmerblätter in ihrem Bau stark von den xeromorphen Blättern, namentlich durch die geringe Blattdicke und die starke Ausbildung der Interzellularen und die Reduktion der Palisadenschicht.

Eine zweite Abweichung ist bereits erwähnt worden. Es handelt sich um *Caltha leptosepala* und *Polygonum bistorta* in der alpinen Region. Hier ergaben naß stehende Pflanzen mit bedeutend größeren Blättern höhere osmotische Werte als trockener stehende Pflanzen mit xeromorph aussehenden Blättern (vgl. S. 71).

Merkwürdigerweise scheint hier die Korrelation zwischen Blattgröße und Spaltenzahl nicht zu bestehen; denn Whitfield fand an Pflanzen, die von denselben Standorten stammten, von denen auch wir die Proben entnahmen, eine höhere Spaltenzahl bei den naß stehenden großblättrigen Pflanzen, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist:

Tabelle 116.

Caltha leptosepala (Pikes Peak, 3600 m Höhe, nach Whitfield).

	Höhe der Pflanzen	Blattspreite	Blattstiellänge	Blattdicke	Spaltöffnungen	
					oben	unten
Trockener Standort...	3,5 cm	2,5×2,0 cm	1 cm	367 μ	117	54
Nasser Standort......	11,0 cm	4,5×2,75 cm	6 cm	450 μ	144	63

Kultivierte man dagegen *Caltha leptosepala*-Pflanzen unter verschiedenen Lichtverhältnissen, so verhielten sie sich nach Whitfield normal, d. h. die Sonnenpflanzen hatten die größere Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit, allerdings aber auch größere Blattflächen. Die Frage ist wohl noch nicht spruchreif, und man muß zunächst ein zuverlässiges Zahlenmaterial haben; aber es macht doch den Eindruck, als ob man bei

den Vergleichsreihen „feucht → naß" mit gewissen Überraschungen zu rechnen hat. Eine genaue Untersuchung der osmotischen Werte von Sumpfpflanzen an verschiedenen Standorten mit gleichzeitiger Berücksichtigung der quantitativen anatomischen Merkmale wäre deshalb sehr wünschenswert.

Es finden sich in der Literatur Angaben (Skipper), daß die immergrünen atlantischen Arten, z. B. *Ulex*, beim Vergleich der anatomischen Merkmale an feuchten und trockenen Standorten sich ebenfalls abweichend verhalten und neuerdings fand Firbas bei den Hochmoorpflanzen auch ganz eigenartige Verhältnisse.

Die Frage nach der Xeromorphie der Hochmoorpflanzen war ja in der letzten Zeit ein sehr aktuelles Problem. Firbas hat nun diese Pflanzen einer quantitativ-anatomischen Untersuchung unterzogen und konnte dabei feststellen, daß ihnen tatsächlich viele xeromorphe Eigenschaften zukommen, wie Blattreduktion, starke Ausbildung der Kutikula und des Wasserleitungssystems. Man darf allerdings nicht vergessen, daß z. B. das Assimilationssystem mit den großen Interzellularen durchaus nicht an dasjenige von echten Xerophyten erinnert.

Besonders interessant sind aber Firbas Untersuchungen an derselben Pflanzenart, einmal auf trockeneren Bulten und das andere Mal auf den ganz nassen *Sphagnum*-Decken. Es zeigt sich, daß die naß stehenden Pflanzen meist deutlich xeromorpher gebaut sind, dabei aber einen niederen osmotischen Wert aufweisen. Wir haben also das umgekehrte Verhalten wie bei *Caltha* und *Polygonum*, dort an nassen Standorten größere Blätter und höhere Werte, hier bei den Hochmoorpflanzen Zwergwuchs, aber niedere Werte. Der Zwergwuchs ist also in diesem Falle durchaus nicht durch Wassermangel bedingt, sondern sicher durch Nährstoffarmut.

Damit kommen wir zu dem Schluß, daß die Frage der Xeromorphosen nicht einseitig nur auf Grund der Wasserverhältnisse betrachtet werden darf. Wasser ist nur ein Faktor und die morphologisch-anatomische Struktur hängt von sehr vielen Faktoren ab, vor allen Dingen aber auch von den Ernährungsbedingungen, sowohl in bezug auf die organischen wie auch anorganischen Stoffe. Die Menge der organischen Nährstoffe hängt aber von der Assimilationsintensität und damit direkt vom Lichte ab. Es ist durchaus möglich, daß Wassermangel häufig nicht nur direkt durch die Änderung der Hydraturverhältnisse des Plasmas wirksam ist, sondern gleichzeitig auch indirekt durch Hemmungen der Assimilation und infolgedessen auch Veränderung der Menge der organischen Baustoffe.

Xeromorphosen sind häufig Hemmungserscheinungen des Streckungswachstums, verbunden mit einer beschleunigten Differenzierung der einzelnen Gewebe. Das Wachstum kann aber durch verschiedene Faktoren gehemmt werden, durch Wassermangel, durch Mangel an organischen Baustoffen, aber auch durch Stickstoffmangel oder Mangel anderer wichtiger Nährstoffe. A. Volk und Tiemann stellten bei verschiedenen Kulturpflanzen fest, daß N-Mangel die Holzbildung bei den Pflanzen begünstigt. Ihre Festigkeit nimmt mit geringeren N-Gaben zu und das Parenchym tritt relativ stark zurück. Auch Böning findet bei seinen Kulturversuchen mit Tabakpflanzen bei verschiedener Nährstoffgabe, daß Stickstoffmangel eine raschere Differenzierung der Gewebe bedingt, wodurch eine xeromorphe Struktur der Blätter resultiert. Vorversuche ergaben dabei, laut einer schriftlichen Mitteilung, bei Stickstoffmangel einen relativ höheren osmotischen Wert als bei den übrigen Ernährungsarten. Bevor

man daraus weitgehendere Rückschlüsse zieht, wird man weitere Untersuchungen in dieser Richtung abwarten müssen.

Vielleicht werfen diese Befunde einiges Licht auf die Verhältnisse bei Hochmoorpflanzen. Für deren Standort ist ja gerade der Stickstoffmangel so bezeichnend. Die einzige hygromorphe Pflanze der Hochmoore — *Drosera* — ist eine Insektivore, die befähigt ist, sich aus anderen Quellen genügend Stickstoff zu beschaffen. Da aber nicht nur Stickstoff im Minimum vorhanden ist, sondern auch noch eine Reihe von anderen mineralischen Nährstoffen, während die Bildung von organischer Bausubstanz an und für sich ohne Hemmung vor sich gehen könnte, so überlagern sich alle diese Faktoren gleichzeitig, wobei sich im Endresultat das merkwürdige und scheinbar allen anderen Erfahrungen widersprechende Ergebnis feststellen läßt — xeromorphe Struktur und gleichzeitig Wasserüberschuß und infolgedessen niedere osmotische Werte.

Was für alle Untersuchungen gilt, die sich mit der Lösung eines bestimmten biologischen Problems befassen, das können wir auch in diesem Falle feststellen: Anfangs scheint alles sich auf einfache Weise erklären zu lassen, aber je eingehender man sich mit den Fragen beschäftigt, je mehr Tatsachenmaterial bekannt wird, desto komplizierter werden die einzelnen Zusammenhänge und desto mehr wächst das ganze Problem in die Weite.

IV. Teil.

Anhang (Tabellen).

1. Relative Dampfspannung — Osmotischer Wert (20° C.).

Bei der Berechnung der Tabellen wurde folgende Formel benutzt (vgl. S. 6—7):

$$P_T = \frac{1000 \cdot s \cdot RT}{M} \ln \frac{p_0}{p}$$

Für P_{20^0} setzen wir $R = 0{,}08207 \cdot T = 293$, $s = 0{,}9982$, $M = 18$, dann ergibt sich:

$$P_{20} = 1334 \ln \frac{p_0}{p} = 3071 \lg \frac{p_0}{p}$$

Wird die relative Dampfspannung in v. H. angegeben, so ist $p_0 = 100\%$ und p die entsprechende relative Dampfspannung.

Für Werte von P_{20} über 200 Atm. wurde Formel 2 (vgl. S. 7) verwendet.

Tabelle I.

Osmotische Werte (resp. Saugkraft) bei 20° C in Atmosphären für relative Dampfspannungen zwischen 100% und 90% in Stufen von 0,1%.

%	,9	,8	,7	,6	,5	,4	,3	,2	,1	,0
99	1,34	2,67	4,01	5,35	6,69	8,03	9,36	1,07	12,0	13,4
98	14,7	16,1	17,4	18,8	20,1	21,4	22,8	24,2	25,6	26,9
97	28,3	29,6	31,0	32,4	33,8	35,2	36,5	37,8	39,2	40,6
96	42,0	43,3	44,7	46,1	47,5	48,9	50,3	51,7	53,1	54,5
95	55,8	57,2	58,6	60,0	61,4	62,8	64,2	65,6	67,0	68,4
94	69,8	71,2	72,6	74,0	75,4	76,8	78,2	79,6	81,0	82,4
93	83,8	85,3	86,8	88,2	89,6	91,0	92,4	93,8	95,2	96,7
92	98,1	99,6	101	102	104	105	107	108	110	111
91	113	114	115	117	118	119	121	122	124	125
90	127	128	130	131	133	134	136	137	139	140

Tabelle II.

Osmotische Werte (resp. Saugkraft) bei 20° C in Atmosphären für relative Dampfspannungen zwischen 89% und 60% in Stufen von 1%.

	9.	8.	7.	6.	5.	4.	3.	2.	1.	0.
8	155	171	186	201	217	233	249	265	281	298
7	315	332	349	366	384	401	419	438	457	476
6	495	514	533	553	574	594	615	636	658	680

Tabelle III.

Angenäherte osmotische Werte (resp. Saugkraft) in Atmosphären für sehr geringe relative Dampfspannungen.

50% = 922 Atm.,	30% = 1555 Atm.,	10% = 2890 Atm.,
40% = 1190 „	20% = 2055 „	0% = ∞ „

2. Gefrierpunktserniedrigung — Osmotischer Wert (beim Gefrierpunkt).

Die Tabellen sind von Gortner und Harris nach der auf S. 7 angegebenen Formel 4 (nach Lewis) zusammengestellt worden.

Tabelle der osmot. Werte f. Gefrierpunktserniedrigungen zwischen 0° C und — 5,99° C.

° C	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0,0	0,000	0,121	0,241	0,362	0,482	0,603	0,724	0,844	0,965	1,085
0,1	1,206	1,327	1,447	1,568	1,688	1,809	1,930	2,050	2,171	2,291
0,2	2,412	2,532	2,652	2,772	2,893	3,014	3,134	3,255	3,375	3,496
0,3	3,616	3,737	3,857	3,978	4,098	4,219	4,339	4,459	4,580	4,700
0,4	4,821	4,941	5,062	5,182	5,302	5,423	5,543	5,664	5,784	5,904
0,5	6,025	6,145	6,266	6,386	6,506	6,627	6,747	6,867	6,988	7,108
0,6	7,229	7,349	7,469	7,590	7,710	7,830	7,951	8,071	8,191	8,312
0,7	8,432	8,552	8,672	8,793	8,913	9,033	9,154	9,274	9,394	9,514
0,8	9,635	9,755	9,875	9,995	10,12	10,24	10,36	10,48	10,60	10,72
0,9	10,84	10,96	11,08	11,20	11,32	11,44	11,56	11,68	11,80	11,92
1,0	12,04	12,16	12,28	12,40	12,52	12,64	12,76	12,88	13,00	13,12
1,1	13,24	13,36	13,48	13,60	13,72	13,84	13,96	14,08	14,20	14,32
1,2	14,44	14,56	14,68	14,80	14,92	15,04	15,16	15,28	15,40	15,52
1,3	15,64	15,76	15,88	16,00	16,12	16,24	16,36	16,48	16,60	16,72
1,4	16,84	16,96	17,08	17,20	17,32	17,44	17,56	17,68	17,80	17,92
1,5	18,04	18,16	18,28	18,40	18,52	18,64	18,76	18,88	19,00	19,12
1,6	19,24	19,36	19,48	19,60	19,72	19,84	19,96	20,08	20,20	20,32
1,7	20,44	20,56	20,68	20,80	20,92	21,04	21,16	21,28	21,40	21,52
1,8	21,64	21,76	21,88	22,00	22,12	22,24	12,36	22,48	22,60	22,72
1,9	22,84	22,96	23,08	23,20	23,32	23,44	23,56	23,68	23,80	23,92
2,0	24,04	24,16	24,28	24,40	24,52	24,63	24,75	24,87	24,99	25,11
2,1	25,23	25,35	25,47	25,59	25,71	25,83	25,95	26,07	26,19	26,31
2,2	26,43	26,55	26,67	26,79	26,91	27,03	27,15	27,27	27,39	27,51
2,3	27,63	27,75	27,87	27,99	28,11	28,23	28,34	28,46	28,58	28,70
2,4	28,82	28,94	29,06	29,18	29,30	29,42	29,54	29,66	29,78	29,90
2,5	30,02	30,14	30,26	30,38	30,50	30,62	30,74	30,86	30,98	31,09
2,6	31,21	31,33	31,45	31,57	31,69	31,81	31,93	32,05	32,17	32,29
2,7	32,41	32,53	32,65	32,77	32,89	33,00	33,13	33,25	33,36	33,48
2,8	33,60	33,72	33,84	33,96	34,08	34,20	34,31	34,43	34,56	34,68
2,9	34,79	34,91	35,03	35,15	35,27	35,39	35,51	35,63	35,75	35,87
3,0	35,99	36,11	36,23	36,35	36,47	36,59	36,71	36,83	36,95	37,06
3,1	37,18	37,30	37,42	37,54	37,66	37,78	37,90	38,02	38,14	38,26
3,2	38,38	38,50	38,62	38,73	38,85	38,97	39,09	39,21	39,33	39,45
3,3	39,57	39,69	39,81	39,93	40,05	40,17	40,28	40,40	40,52	40,64
3,4	40,76	40,88	41,00	41,12	41,24	41,36	41,48	41,60	41,71	41,83
3,5	41,95	42,07	42,19	42,31	42,43	42,55	42,67	42,79	42,91	43,02
3,6	43,14	43,26	43,38	43,50	43,62	43,74	43,86	43,98	44,10	44,22
3,7	44,33	44,45	44,57	44,69	44,81	44,93	45,05	45,17	45,29	45,41
3,8	45,52	45,64	45,76	45,88	46,00	46,12	46,24	46,36	46,48	46,60
3,9	46,71	46,83	46,95	47,07	47,19	47,31	47,43	47,55	47,67	47,79
4,0	47,90	48,02	48,14	48,26	48,38	48,50	48,62	48,74	48,86	48,97
4,1	49,09	49,21	49,33	49,45	49,57	49,69	49,81	49,93	50,04	50,16
4,2	50,28	50,40	50,52	50,64	50,76	50,88	50,99	51,11	51,23	51,35
4,3	51,47	51,59	51,71	51,83	51,94	52,06	52,18	52,30	52,42	52,54
4,4	52,66	52,78	52,89	53,01	53,13	53,25	53,37	53,49	53,61	53,73
4,5	53,84	53,96	54,08	54,20	54,32	54,44	54,56	54,68	54,79	54,91
4,6	55,03	55,15	55,27	55,39	55,51	55,62	55,74	55,86	55,98	56,10
4,7	56,22	56,34	56,46	56,57	56,69	56,81	56,93	57,05	57,17	57,29
4,8	57,40	57,52	57,64	57,76	57,88	58,00	58,12	58,23	58,35	58,47
4,9	58,59	58,71	58,83	58,95	59,06	59,18	59,30	59,42	59,54	59,66
5,0	59,78	59,89	60,01	60,13	60,25	60,37	60,49	60,60	60,72	60,84
5,1	60,96	61,08	61,20	61,32	61,43	61,55	61,67	61,79	61,91	62,03
5,2	62,14	62,26	62,38	62,50	62,62	62,74	62,85	62,97	63,09	63,21
5,3	63,33	63,45	63,56	63,68	63,80	63,92	64,04	64,16	64,27	64,39
5,4	64,51	64,63	64,75	64,87	64,98	65,10	65,22	65,34	65,46	65,58
5,5	65,69	65,81	65,93	66,05	66,17	66,29	66,40	66,52	66,64	66,76
5,6	66,88	67,00	67,11	67,23	67,35	67,47	67,59	67,71	67,82	67,94
5,7	68,06	68,18	68,30	68,41	68,53	68,65	68,77	68,89	69,01	69,12
5,8	69,24	69,36	69,48	69,60	69,71	69,83	69,95	70,07	70,19	70,30
5,9	70,42	70,54	70,66	70,78	70,90	71,01	71,13	71,25	71,37	71,49

3. Osmotische Werte (20° C) für Rohrzuckerlösungen.

Die Tabelle ist von Ursprung und seinen Mitarbeitern nach den empirisch von Morse, sowie Berkeley und Hartley ermittelten Werten durch Interpolation berechnet worden[1]). Molz führt in seiner Arbeit die vollständige Tabelle an. Die Konzentration der Lösungen ist in Mol. Rohrzucker pro Liter Lösung angegeben, in Abständen von je 0,01 Mol.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0,0	0	0,26	0,53	0,79	1,06	1,32	1,59	1,85	2,11	2,38
0,1	2,64	2,91	3,17	3,43	3,70	3,96	4,22	4,48	4,75	5,01
0,2	5,29	5,57	5,86	6,14	6,42	6,70	6,98	7,27	7,55	7,84
0,3	8,13	8,42	8,71	9,00	9,29	9,58	9,87	10,17	10,48	10,80
0,4	11,11	11,43	11,74	12,06	12,37	12,69	13,01	13,33	13,66	13,99
0,5	14,31	14,64	14,96	15,29	15,64	15,99	16,35	16,71	17,06	17,42
0,6	17,77	18,13	18,50	18,87	19,24	19,61	19,98	20,35	20,72	21,10
0,7	21,49	21,88	22,27	22,66	23,05	23,44	23,84	24,27	24,69	25,11
0,8	25,54	25,96	26,38	26,8	27,2	27,6	28,0	28,4	28,8	29,3
0,9	29,7	30,2	30,7	31,1	31,6	32,1	32,6	33,1	33,6	34,1
1,0	34,6	35,1	35,7	36,2	36,7	37,2	37,7	38,2	38,8	39,3
1,1	39,8	40,4	40,9	41,5	42,0	42,5	43,1	43,7	44,2	44,8
1,2	45,4	46,0	46,6	47,2	47,8	48,4	49,0	49,6	50,3	50,9
1,3	51,6	52,2	52,9	53,6	54,3	54,9	55,6	56,3	57,0	57,7
1,4	58,4	59,1	59,9	60,6	61,3	62,1	62,8	63,6	64,3	65,0
1,5	65,8	66,5	67,3	68,1	68,9	69,7	70,6	71,5	72,5	73,1
1,6	73,9	74,8	75,7	76,5	77,4	78,3	79,2	80,2	81,2	82,1
1,7	83,0	84,0	85,0	86,0	87,0	88,0	89,0	90,1	91,1	92,2
1,8	93,2	94,3	95,4	96,5	97,6	98,7	99,9	101,0	102,2	103,3
1,9	104,5	105,7	106,9	108,1	109,2	110,3	111,5	112,7	114,0	115,2
2,0	116,6	117,8	119,1	120,5	121,8	123,1	124,4	125,8	127,2	128,7
2,1	130,1	131,5	133,0	134,4	135,9	137,3	138,7	139,8	141,3	142,8

Für 2,485 Mol. wird ein osmotischer Wert von 196,4 Atm. angegeben. Bei 20° C gesättigte Rohrzuckerlösung enthält 203,9 g Rohrzucker auf 100 g Wasser, ist also 5,96 Gewichtsmolar. Das entspricht einer Konzentration von 2,6 V.-Mol. Eine solche Lösung hat eine relative Dampfspannung von 85% und einen osmotischen Wert von rund 220 Atm.

4. Osmotische Werte von Kalisalpeterlösungen.

Die genaue Berechnung der osmotischen Werte von Kalisalpeterösungen stößt auf große Schwierigkeiten. Tabellen liegen noch nicht vor.

1) Die nach der Formel $P_t = P_0 (1 + \frac{t}{273})$ vorgenommene Temperaturkorrektur dürfte auch für Rohrzuckerlösungen nach Lewis nicht einwandfrei sein, doch geben wir hier die Werte unverändert wieder, da die Berechnung der Temperaturkorrektur aus den Verdünnungswärmen zu kompliziert ist.

Die folgende für Volum-molare Lösungen zusammengestellte Tabelle wurde auf Grund der in Landolt-Börnstein (Bd. II, S. 1447, 1923 und E, S. 795, 1927) angegebenen Gefrierpunktserniedrigungen berechnet. Zu diesem Zweck wurde mit dem Anschmiegelineal die Kurve der osmotischen Werte für Gewichts-molare Lösungen gezeichnet. Die Umrechnung der Gefrierpunktserniedrigung geschah nach der Tabelle S. 160. Durch graphische Interpolation wurden dann die osmotischen Werte für die Zehntel der Volum-molaren Lösungen ermittelt und aus diesen Werten durch einfache Interpolation die Werte für die Hundertstel erhalten. Die osmotischen Werte gelten deshalb für die Temperatur des Gefrierpunktes.

Mol. auf 1000 g Wasser	Mol. auf 1000 ccm Lösung	Osmotischer Wert in Atmosphären in Stufen von je 0,01 Mol. KNO_3									
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0,0 =	0,0	0,0	0,4	0,8	1,2	1,6	2,0	2,4	2,8	3,2	3,6
0,105 =	0,1	4,0	4,4	4,7	5,1	5,5	5,8	6,2	6,6	6,9	7,3
0,202 =	0,2	7,6	8,0	8,4	8,7	9,1	9,4	9,8	10,1	10,5	10,9
0,304 =	0,3	11,2	11,6	11,9	12,3	12,6	13,0	13,4	13,7	14,1	14,4
0,406 =	0,4	14,6	14,9	15,2	15,6	15,9	16,2	16,5	16,8	17,2	17,5
0,509 =	0,5	17,8	18,1	18,4	18,7	19,0	19,3	19,6	19,9	20,2	20,5
0,613 =	0,6	20,8	21,1	21,4	21,7	22,0	22,3	22,5	22,8	23,1	23,4
0,718 =	0,7	23,7	24,0	24,3	24,5	24,8	25,1	25,4	25,6	25,9	26,2
0,823 =	0,8	26,5	26,8	27,0	27,3	27,6	27,9	28,1	28,4	28,7	28,9
0,929 =	0,9	29,2	29,5	29,7	30,0	30,2	30,5	30,7	31,0	31,2	31,4
1,035 =	1,0	31,7									

Will man die Werte für Zimmertemperatur berechnen, so läßt sich die Formel $P_t = P_o\left(1 + \frac{t}{273}\right)$ nicht ohne weiteres anwenden[1]), da sie nur für ideale Lösungen gilt. Eine genaue Korrektur läßt sich nur bei Kenntnis der Verdünnungswärme vornehmen. Sie beträgt z. B. für eine GM KNO_3-Lösung bei 18° C statt 2 Atm. über 4 Atm. (Renner 1912).

Für sehr konzentrierte KNO_3-Lösungen kann man nach Angaben von Fitting (1911) folgende angenäherte Werte bei 18° C verwerten:

Mol. im Liter	1	2	3
Osmotischer Wert in Atmosphären	36,9	69,4	99,9

Eine bei 22° C gesättigte KNO_3-Lösung enthält 2,96 Mol. im Liter Lösung. Die Berechnung der osmotischen Werte aus den relativen Dampfspannungen ergibt keine ganz genauen Werte. Bei niederen Temperaturen ist die Bestimmung der Dampfdruckerniedrigung zu ungenau. Die auf Grund der relativen Dampfspannung bei 95° C berechneten osmotischen Werte lagen alle viel zu hoch, so daß von ihrer Wiedergabe abgesehen werden soll.

1) Durch einen Schreibfehler lautet die Formel bei Renner (1912)

$$p_t = p_o\left(1 + \frac{273 + t}{273}\right).$$

Grafe hat sie in dieser Form in die Tabulae Biologicae, Bd. I, S. 441, aufgenommen.

5. Osmotische Werte und relative Dampfspannungen von Kochsalzlösungen.

Die folgende Tabelle ist von Mägdefrau zusammengestellt worden.

Mol NaCl pro Liter Lösung	Mol NaCl pro Liter Wasser	Dampfdr. bei 0° in mm Hg	Osmotischer Wert in Atm. bei 20° C	Relative Feuchtigkeit in %
0,1	0,100	4,60	4,33	99,68
0,2	0,201	4,59	8,39	99,37
0,3	0,303	4,58	12,48	99,07
0,4	0,404	4,56	16,57	98,77
0,5	0,507	4,55	20,96	98,44
0,6	0,610	4,53	25,66	98,10
0,7	0,714	4,52	29,65	97,89
0,8	0,817	4,50	34,24	97,47
0,9	0,923	4,49	38,56	97,14
1,0	1,03	4,47	43,2	96,8
2,0	2,12	4,30	96,4	93,0
3,0	3,27	4,08	166	88,3
4,0	4,49	3,83	249	83,0
5,0	5,79	3,63	323	78,4
gesättigt	6,07	3,50	369	75,8

Will man Kochsalzlösungen zur Herstellung von bestimmten relativen Dampfspannungen benützen, so findet man dafür auch Angaben in den Tabellen von Linge (Zeitschr. f. d. ges. Kälte-Industrie, 36. Jahrg., Heft 10, 1929). Wir bringen die Tabellen in etwas veränderter Form, indem wir aus den Dampfdrucken bei 0° und bei 6° C die relative Dampfspannung berechneten. Beide Reihen zeigten gute Übereinstimmung, so daß für jede Konzentration nur ein Wert angeführt wird. Die Nachprüfung der berechneten Zahlen durch Vergleich mit empirisch ermittelten ergab nach Linge im Mittel Abweichungen von ± 0,3% bei einer größten Abweichung von 1%.

Spezifisches Gewicht bei 15° C	Salzgehalt		Gefrierpunkt	Relative Dampfspannung
	in % der Lösung	in 100 Teilen Wasser		
1,00	0,0	0,0	0,0	100
1,01	1,5	1,5	− 0,8	99
1,02	2,9	3,0	− 1,7	98,2
1,03	4,3	4,5	− 2,7	97,4
1,04	5,6	5,9	− 3,6	96,5
1,05	7,0	7,5	− 4,6	95,4
1,06	8,3	9,0	− 5,5	94,5
1,07	9,6	10,6	− 6,6	93,6
1,08	11,0	12,3	− 7,8	92,4
1,09	12,3	14,0	− 9,1	91,5
1,10	13,6	15,7	− 10,4	90,4
1,11	14,9	17,5	− 11,8	89,4
1,12	16,2	19,3	− 13,2	88,0
1,13	17,5	21,2	− 14,6	86,8
1,14	18,8	23,1	− 16,2	85,6
1,15	20,0	25,0	− 17,8	84,3
1,16	21,2	26,9	− 19,4	83,0
1,17	22,4	29,0	− 21,2	81,5

Dieselben Angaben findet man an der genannten Stelle für Chlormagnesium und Chlorkalzium-Lösungen.

6. Relative Dampfspannungen und spezifische Gewichte für verschiedene Schwefelsäuremischungen.

Für die Dampfdrucke konzentrierter Schwefelsäuremischungen bei verschiedenen Temperaturen liegen genaue Tabellen vor, dagegen sind die Angaben für verdünnte Lösungen sehr spärlich. Aber gerade diese braucht man, wenn man Versuche bei hohen relativen Dampfspannungen ausführen will. Deshalb bringen wir hier eine Tabelle der Schwefelsäurekonzentrationen für relative Dampfspannungen zwischen 100 und 70%.

Relative Dampfspannung bei 20° C	g Schwefelsäure auf 100 g Wasser	% H_2SO_4 d. h. g H_2SO_4 in 100 g Lösung	Spezifisches Gewicht bei 15 ° C
99,5%	0,97	0,96	1,006
99,0	1,95	1,91	1,012
98,5	2,92	2,84	1,019
98,0	3,90	3,75	1,025
97,5	4,87	4,65	1,031
97,0	5,85	5,53	1,037
96,5	6,82	6,38	1,043
96,0	7,80	7,24	1,049
95,5	8,78	8,08	1,054
95,0	9,75	8,88	1,060
94,5	10,70	9,67	1,066
94,0	11,60	10,40	1,071
93,5	12,50	11,10	1,076
93,0	13,40	11,80	1,081
92,5	14,30	12,50	1,086
92,0	15,18	13,17	1,091
91,5	16,08	13,84	1,096
91,0	16,95	14,50	1,101
90,5	17,85	15,15	1,106
90,0	18,72	15,75	1,110
89,0	20,47	17,0	1,119
88,0	22,15	18,2	1,128
87,0	23,90	19,3	1,137
86,0	25,60	20,4	1,145
85,0	27,20	21,4	1,153
84,0	28,80	22,4	1,161
83,0	30,40	23,3	1,168
82,0	32,00	24,2	1,175
81,0	33,55	25,1	1,182
80,0	35,00	25,9	1,189
79,0	36,45	26,7	1,195
78,0	37,90	27,5	1,201
77,0	39,30	28,2	1,207
76,0	40,68	28,9	1,213
75,0	42,02	29,6	1,219
74,0	43,38	30,2	1,224
73,0	44,70	30,9	1,229
72,0	46,00	31,5	1,234
71,0	47,30	32,1	1,239
70,0	48,60	32,7	1,244

Den Berechnungen sind die Angaben von R. v. Helmholtz bei 19,9—20,3° C (Landolt-Börnstein II, S. 1396, 1923) zugrunde gelegt worden. Die Zwischenwerte wurden durch graphische Interpolation mit dem Anschmiegelineal gewonnen. Zum Vergleich wurden auch die relativen Dampfspannungen bei 0° C nach den Angaben von Dieterici berechnet. Es zeigte sich aber, daß der Kurvenverlauf bei 0° C etwas von demjenigen bei 20° C abweicht. Bei gleicher Schwefelsäurekonzentration sind die relativen Dampfspannungen bis zu einer Konzentration von 40 g H_2SO_4 auf 100 g H_2O bei 0° C höher, bei größerer Konzentration dagegen tiefer. Sie wurden deshalb nicht berücksichtigt.

Literaturverzeichnis.

1927 Åkerman, Å., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen. (Lund.)

1920 Bächer, J., Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. (Beihefte z. Bot. Zentralbl. I, **37**, 63.)

1928 Bakhuyzen, H. L. van de Sande, Studies upon wheat grown under constant conditions I. (Plant Physiology **3**, 1.)

1930 Balde, H., Vergleichende chemische und refraktometrische Untersuchungen an Weizenkeimlingen unter Berücksichtigung der Frosthärte der untersuchten Sorten. (Angew. Bot. **12**, 177.)

1926 Bartholomew, E. T., Internal decline of lemons III. Water deficit in lemon fruits caused by excessive leaf evaporation. (Amer. Journ. of Bot. **13**, 102.)

1916 Bender, F., Der osmotische Druck in den Zellen der Moose. (Dissert. Münster.)

1928 Blagowestschenski, J. W., Untersuchungen über die osmotischen Werte bei Pflanzen Mittelasiens. (Jahrb. f. wiss. Bot. **69**, 191.)

1929 Bobko, E. W., und Popowa, R. A., Beiträge zur Frage über die Dürre- und Kälteresistenz der Pflanzen. (Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde, Teil A, **14**, 24.)

1930 Böning, K., Beiträge zur Kenntnis des parasitischen Verhaltens von Pseudomonas tabaci Wolf et Foster, des „Wildfeuer"erregers am Tabak. (Zeitschr. f. Parasitenkunde **2**, 645.)

1925 Bottazzi, F., in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie I, S. 341.

1926 Braun-Blanquet, J. und Jenny, H., Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. (Schweiz. Naturf. Ges. **63**, Abt. 2.)

1931 Braun-Blanquet, J. und Walter, H., Zur Ökologie der Mediterranpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. **74**, 697.)

1911 Cannon, W. A., The root habits of desert plants. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 131.)

1920 Clements, F. E., Plant indicators. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 290.)

1924 Clements, F. E. and Goldsmith, G. W., The phytometer method in ecology. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 356.)

1913 Dixon, H. und Atkins, W., Osmotic pressures in plants I und II. (Bot. School, Trinity College, Dublin **2**, 154 und 166.)

1915 Dixon, H. und Atkins, W., Osmotic pressure in plants V. (Proc. Dublin Soc. N. S. **14**, 445.)

1907 Drabble, E. und Lake, H., The relation between the osmotic strength of cell sap in plants and their physical environment. (Biochem. Journ. **2**, 117.)

1914 Findlay, A., Der osmotische Druck. (Dresden und Leipzig.)

1931 Firbas, F., Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. **74**, 459.)

1911 Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Bot. **3**, 209.)

1927 Förster, K., Die Wirkung äußerer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei Marchantia polymorpha. (Planta **3**, 325.)

1922 Fritsch, F. E., The moisture relations of terrestrial algae I. (Ann. of Bot. **36**, 1.)

1923 Fritsch, F. E. und Haines, F. M. The moisture relations of terrestrial algae II. (Ann. of Bot. **37**, 683.)

1930 Fuchs, W., Weiteres zur Bestimmung der Kälteresistenz des Winterweizens durch indirekte Methoden. (Wiss. Arch. f. Landwirtsch., Abt. A. **3**, 692.)

1926 Gail, F. W., Osmotic pressure of cell sap and its possible relation to winter killing and leaf fall. (Bot. Gaz. **81**, 434.)

1929 Gail, F. W. und Cone, W. H., Osmotic pressure and pH measurements on cell sap of Pinus ponderosa. (Bot. Gaz. **88**, 437.)

1931 Gams, H., Das ozeanische Element in der Flora der Alpen. (III. Jahrb. d. Ver. z. Schutz der Alpenpflanzen, München.)
1926 Goldsmith, G. W. and Smith, J. H., Some physico-chemical properties of spruce sap. (Colorado College Publ., Sc. Ser. **13**, 13.)
1914 Gortner, R. A. and Harris, J. A., Notes on the technique of the determination of the depression of the freezing point on vegetable saps. (Plant World **17**, 49.)
1916 Gortner, R. A., Lawrence, J. and Harris, J. A., The extraction of sap from plant tissues by pressure. (Biochem. Bull. **5**, 139.)
1928 Gradmann, H., Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums I. (Jahrb. f. wiss. Bot. **69**, 1.)
1927 Guttenberg, H. v., Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. (Planta **4**, 726.)
1917 Harder, R., Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. (Zeitschr. f. Bot. **9**, 145.)
1916 Harris, J. A. and Lawrence, J., The cryoskopic constants of expressed vegetable saps as related to local environmental conditions in the Arizona deserts. (Physiol. Research **2**, 1.)
1924 Harris, J. A., Gortner, R. A., Hoffmann, W. F., Lawrence, J. V. and Valentin, A. T., The osmotic concentration, specific electrical conductivity and chlorid content of the tissue fluids of the indicator plants of Toole Valley, Utah. (Journ. of Agric. Research **27**, 893.)
1927 Henrici, M., Physiological plant studies in South Africa I. Wilting and osmotic phenomena of grasses and other plants under arid conditions. (11 and 12 Rep. Direct. Veterin. Educ. and Research, 619.)
1913 Hibbard, R. F. and Harrington, O. E., Depression of the freezing point in triturated plant tissues. (Physiol. Res. **1**, 441.)
1929 Iljin, W. S., Der Einfluß der Standortsfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Pflanzen. (Planta **7**, 45.)
1929a — Standortsfeuchtigkeit und Zuckergehalt in den Pflanzen. (Planta **7**, 59.)
1929 Iwanoff, L. A. und Kossowitsch, N. L., Über die Arbeit des Assimilationsapparates verschiedener Baumarten. I. Die Kiefer. (Pinus silvestris). (Planta **8**, 427.)
1929 Keller, B., Arbeiten der Pflanzenökologischen Versuchsstation Woronesh. (russisch, vergl. Ref. in Zeitschr. f. Bot. **24**, 306, 1931.)
1921 Knudson, L. and Ginsburg, S., Suggestions with respect to the measurement of osmotic pressure. (Amer. Journ. of Bot. **8**, 164.)
1928 Kokin, A., Über Tagesschwankungen der Kohlehydrate in den Blättern höherer Pflanzen und die Beziehungen zu deren Wassergehalt. (Mitt. d. Bot. Gartens Leningrad, S. 239, russisch.)
1931 Koppe, F., Beobachtungen über Frostschäden an Moosen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **49**, 35.)
1924 Korstian, C. F., Density of cell sap in relation to environmental conditions in the Wasatch Mountains of Utah. (Journ. of Agricult. Res. **28**, 845.)
1930 Kostytschew, S. und Kardo-Syssoiewa, H., Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien. (Planta **11**, 117.)
1930 Kostytschew, S. und Berg, V., Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Transkaukasien (Küstenregion des Schwarzen Meeres). (Planta **11**, 144.)
1930 Kostytschew, S., Tschesnokow, W. und Bazyrina, K., Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese an der Küste des Eismeeres. (Planta **11**, 160.)
1929 Lambrecht, E., Beitrag zur Kenntnis der osmotischen Zustandsgrößen einiger Pflanzen des Flachlandes. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **17**, 87.)
1930 Lebedincew, E., Untersuchungen über die wasserbindende Kraft der Pflanzen im Zusammenhang mit ihrer Dürre- und Kälteresistenz. (Protoplasma **10**, 53.)
1914 Lenard, P., Probleme komplexer Moleküle. (Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss. Abt. A, **27**.)
1908 Lewis, G. N., The osmotic pressure of concentrated solutions and the laws of the perfect solution. (Journ. of the Amer. Chem. Soc. **30**, 668.)
1920 Lewis, F. J. und Tuttle, G. M., Osmotic properties of some plant cells at low temperatures. (Ann. of Bot. **34**, 405.)
1907 Livingston, B. E., Relative transpiration in cacti. (Plant World **10**, 110.)
1921 Livingston, B. E. und Shreve, F., The distribution of vegetation in the United States, as related to climatic conditions. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 284.)

1906 Lloyd, F. E., The artificial induction of leaf formation in ocotillo. (Plant World 9, 56.)
1910 Mac Dougal, D. T. and Spalding, E. S., The water balance of succulent plants. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 141.)
1912 Mac Dougal, D. T., The water-balance of desert plants. (Ann. of Bot. **26,** 71.)
1924 — Growth in trees and massive organs of plants. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 350.)
1927 Mac Dougal, D. T. und Long, F. L., Characters of cells attaining great age. (The Amer. Naturalist **61,** 385.)
1931 Mägdefrau, K., Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen. (Zeitschr. f. Bot. **24,** 417.)
1916 Maximow, N. und Lominadze, P., Contributions à l'étude de la pression osmotique chez les plantes. (Journ. Russ. Bot. Ges. **1,** 166.)
1916a Maximow, N., Diljanjan, A. und Silikow, A., Osmotischer Druck in den Blättern von Xerophyten und Mesophyten der Umgegend von Tiflis (russisch, Arb. d. Bot. Gartens Tiflis **19,** 1.)
1929 Maximow, N. A., The plant in relation to water. (London.)
1929a — Internal factors of frost and drought resistance in plants. (Protoplasma **7,** 259.)
1929b — Experimentelle Änderungen der Länge der Vegetationsperiode bei den Pflanzen. (Biol. Zentralbl. **49,** 513.)
1924 Mayer, A., und Plantefol, L., Equilibre des constituants cellulaires et intensité des oxydations de la cellule. Imbibition et oxydation. (Compt. rend. hebdom. d. séances de l'acad. des sciences **178,** 1385.)
1924a — Sur les échanges d'eau des mousses avec l'atmosphère. (Daselbst **179,** 204.)
1926 — Tensur en eau des plantes et assimilation chlorophyllienne. Etude de l'assimilation des mousses reviviscentes. (Ann. de Physiol. et de Physicochem. Biol., No. 5, 564.)
1928 Meyer, B. S., Seasonal variations in the physical and chemical properties of the leaves of the pitch pine, with especial reference to cold resistance. (Amer. Journ. of Bot. **15,** 449.)
1929 — Some critical comments on the methods employed in the expression of leaf saps. (Plant Physiol. **4,** 103.)
1930 Meyer, K., Studien über den Wasserhaushalt des Hafers. (Journ. f. Landwirtsch. **78,** 31.)
1924 Miller, E., Daily variation of the carbohydrates in the leaves of corn and the sorghums. (Journ. of Agric. Res. **5.**)
1926 Molz, F. J., A study of suction force by the simplified method I and II. (Amer. Journ. of Bot. **13,** 433 und 465.)
1931 Mothes, K., Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. (Planta **12,** 686.)
1929 Newton, R., Colloidal properties of winter wheat plants in relation to frost resistance. (Journ. Agric. Sci. **14,** 178.)
1930 Newton, R. and Martin, W. M., Physicochemical studies on the nature of drought resistance in crop plants. (Canadian Journ. of Research **3,** 336.)
1912 Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **30,** 483.)
1931 Pallmann, H., Über Hydratation und Quellung. (Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich **76,** 16.)
1931 Pisek, A. und Cartellieri, E., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen I. Sonnenpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. **75,** 195.)
1930 Preising, F. A., Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel des immergrünen Laubblattes im Laufe eines Jahres. (Bot. Arch. **30,** 241.)
1906 Pringsheim, E., Die Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. **43,** 89.)
1912 Renner, O., Über die Berechnung des osmotischen Druckes. (Biolog. Zentralbl. **32,** 486.)
1929 Rettig, H., Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung und die Gewebedifferenzierung der Pflanzen. (Bot. Arch. **25,** 128.)
1919 Rippel, A., Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen. (Beih. z. Bot. Centralbl. I, **36,** 187.)
1927 Salisbury, E. J., On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. (Philos. Transact. Ro. Soc. London, Ser. B, **216,** 1.)

1930 Sampson, A. W. und Mc Carty, E. C., The carbohydrate metabolism of Stipa pulchra. (Hilgardia **5**, 61.)

1927 Schmid, G., Zur Ökologie der Luftalgen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **45**, 518.)

1931 Schratz, E., Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Pflanzen im Trockengebiet des südlichen Arizona. (Jahrb. f. wiss. Bot. **74**, 153.)

1927 Shantz, H. L., Drought resistance and soil moisture. (Ecology **8**, 145.)

1924 Shantz, H. L. und Zon, R., Natural vegetation. (Atlas of Americ. Agric. Part. I, Sect. E, Washington.)

1916 Shreve, E. B., An analysis of the causes of variations in the transpiring power of cacti. (Physiolog. Research. **2**, 73.)

1923 — Seasonal changes in the water relations of desert plants. (Ecology **4**, 266.)

1924 — Factors governing seasonal changes in transpiration of Encelia farinosa. (Bot. Gaz. **77**, 432.)

1911 Shreve, F., The influence of low temperatures on the distribution of the giant cactus. (Plant World **14**, 136.)

1911a — Establishement behaviour of the Palo Verde. (Plant World **14**, 289.)

1915 — The vegetation of a desert mountain range as conditioned by climatic factors (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 217.)

1924 — The growth record in trees. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 350, S. 91.)

1931 — Physical conditions in sun and shade. (Ecology **12**, 96.)

1931a — Fouquieraceen, Larrea tridentata, Carnegiea gigantea. (Die Pflanzenareale, 3. Reihe, Heft 1, Karte 4—6. 1931.)

1923 Skipper, E., The ecology of the gorse (Ulex) with special reference to the growth-forms on hindhead common. (Journ. of Ecol. **10**, 24.)

1905 Spalding, E. S., Mechanical adjustment of the sahuaro (*Cereus giganteus*) to varying quantities of stored water. (Bull. Tor. Bot. Club, **32**, 57.)

1909 Spalding, V. M., Distribution and movements of desert plants. (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 113.)

1919 Spoehr, H., A., The carbohydrate economy of cacti (Carnegie Inst. of Wash., Publ. No. 287).

1930 Sperlich, A., Wasserdynamik, Sproßwachstum und -formung. (Jahrb. f. wiss. Bot. **72**, 161.)

1929 Stålfelt, M. G., Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. (Planta **8**, 287.)

1927 Stanescu, P., Les variations quantitatives des produits de la photosynthese dans les feuilles des plantes vertes pendant un jour. (Thèses, Univers. Bucarest.)

1927 Stocker, O., Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. (Flora **21**, 334.)

1928 — Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. (Bot. Abhandl. **13**.)

1921 Thoday, D., On the behaviour during drought of leaves of two cape species of Passerina with some notes on their anatomy. (Ann. of Bot. **35**, 585.)

1930 Thoenes, H., Beitrag zur Untersuchung von Pflanzenpreßsäften. (Angew. Bot. **12**, 289.)

1930 Timm, R., Die Frostschäden des Winters 1928/29 in NW-Deutschland. (Mitt. d. flor.-soziol. Arbeitsgem. in Niedersachsen, Heft 2, 116.)

1930 Tschesnokow, V. und Bazyrina, K., Die Ableitung der Assimilate aus dem Blatt. (Planta **11**, 473.)

1930 Tumanow, J. J., Welken und Dürreresistenz. (Wiss. Arch. f. Landw. **3**, 389.)

1930 Tumanow, J. J. und Borodin, J. N., Untersuchungen über die Kälteresistenz von Winterkulturen durch direktes Gefrieren und indirekte Methoden. (Phytopathol. Zeitschr. **1**, 575.)

1916 Ursprung, A. und Blum, G., Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **34**, 105.)

1916a — Zur Methode der Saugkraftmessung. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **34**, 525.)

1925 — Über die Saugkraft und die Wasserversorgung einiger Hutpilze. (Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. und Infektionskrankh., Abt. II, **64**, 445.)

1927 — Eine Methode zur Messung der Saugkraft von Hartlaub. (Jahrb. f. wiss. Bot. **67**, 334.)

1930 — Zwei neue Saugkraft-Meßmethoden. (Jahrb. f. wiss. Bot. **72**, 254.)

1930 Vasiljev, J. M., Anabiose bei *Carex physodes M.B.* (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **48**, 153.)

1931 Volk, O. H., Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der Oberrheinischen Tiefebene. (Zeitschr. f. Bot. **24**, 81.)

1927 Volk, A. und Tiemann, E., Zur Anatomie verschieden ernährter Pflanzen. (Forsch. auf d. Gebiet d. Pflanzenkrankh. u. d. Immun. im Pflanzenr., Heft 3, S. 45.)
1924 Walderdorff, M., Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmyzelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. (Bot. Arch. **6**, 84.)
1921 Walter, H., Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei Phycomyces nitens. (Zeitschr. f. Bot. **13**, 673.)
1923 — Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. (Jahrb. f. wiss. Bot. **62**, 145.)
1924 — Plasmaquellung und Wachstum. (Zeitschr. f. Bot. **16**, 353.)
1925 — Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. (Freising-München.)
1926 — Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. (Freising-München.)
1926a — Die Wassersättigung der Pflanze und ihre Bedeutung für das Pflanzenwachstum. (Zeitschr. f. Pflanzenernähr. u. Düng., Teil A, **6**, 65.)
1928 — Über die Preßsaftgewinnung für kryoskopische Messungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **46**, 539.)
1928a — Die Bedeutung des Wassersättigungszustandes für die CO_2-Assimilation der Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **46**, 530.)
1929 — Plasmaquellung und Assimilation. (Protoplasma **6**, 113.)
1929a — Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der Wasserökologie der Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **47**, 243.)
1929b — Die osmotischen Werte und die Kälteschäden unserer wintergrünen Pflanzen während der Winterperiode 1929. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **47**, 338.)
1929c — Die Winterschäden an unseren immergrünen Pflanzen während der Kälteperiode Januar-März 1929 und ihre Ursachen. (Die Naturwissenschaften **17**, 854.)
1930 — Saugkraft oder osmotischer Wert? (Zeitschr. f. Bot. **23**, 74.)
1931 — Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. (Handb. d. biolog. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 4, S. 353.)
1931a — Besitzen isosmotische Lösungen stets die gleiche relative Dampfspannung? (Jahrb. f. wiss. Bot. **74**, 291.)
1929 Walter, H. und Walter, E., Ökologische Untersuchungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen aus der Umgebung des Balatons (Plattensees) in Ungarn während der Dürrezeit 1928. (Planta **8**, 571.)
1931 — Beiträge zur Ökologie des Wasserhaushaltes der Pflanzen. (Abh. der I. Abt. d. ungar. biol. Forschungsinst., Tihany 1930, S. 52.)
1929 Weaver, J. E. and Clements, F. E., Plant ecology. (New York.)
1931 Weaver, J. E. und Himmel, W. J., The environment of the prairie. (Bull. 5, Concervat. Departm. Univ. of Nebraska.)
1928 Whitfield, C. J., Master Thesis, Lincoln, Nebraska (nicht gedruckt.)
1931 Wildervanck, L. S., Osmotic adaptation of Nitella in saccharose and glucose solutions. (Koninkl. Akad. v. Wetenssch. te Amsterd., Proceed. **34**, No. 2.)

Register.

Pflanzenarten, für die osmotische Werte in Atmosphären angeführt sind.

T.

U.

V.

W.

Y.

Z.

Heinrich Walter

Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands

Mit 170 Abbildungen im Text und 4 farbigen phänolog. Karten

XII, 458 S. gr. 8° 1927 Rmk 22.—, geb. 24.—

Inhalt: Einleitung. / I. Teil. Floristische Pflanzengeographie. 1. Das Wesen der Areale. 2. Die floristische Stellung der Pflanzenwelt Deutschlands. 3. Die Florenelemente der deutschen Flora. 4. Die Ursache der Pflanzenverbreitung. / II. Teil. Ökologische Pflanzengeographie. 1. Allgemeines. 2. Die Luft als ökologischer Faktor. 3. Das Licht. 4. Die Wärme. 5. Das Wasser. 6. Der Wind. 7. Die Elektrizität. 8. Der Boden. 9. Die biotischen Faktoren. 10. Rückblick. / III. Teil. Historische Pflanzengeographie. 1. Die älteste Zeit. 2. Das Diluvium oder das Quartär. 3. Die Postglazialzeit. 4. Die geschichtliche Zeit. / IV. Teil. Pflanzensoziologie oder Vegetationsforschung. 1. Allgemeines. 2. Die Süßwasserformationen. 3. Das Flachmoor und die Bruch- und Auenwälder. 4. Die Hochmoore. 5. Die Zwergstrauchheiden. 6. Die Salzpflanzenformationen. 7. Die Dünenformationen. 8. Die Gesteinsformationen und Steppenheiden. 9. Die Wälder. 10. Die Wiesen. 11. Die Kulturformationen. / Anhang. Verzeichnis der botanisch bemerkenswerten Naturschutzgebiete Deutschlands. / Register.

Archiv für Hydrobiologie. Bd. 18 (1928), S. 708: ... Walters „Einführung" ist aus einer Reihe von Vorlesungen hervorgegangen, die er an der Universität Heidelberg gehalten hat. Sie will nicht mehr als eine einführende Vorlesung sein und wendet sich als solche in erster Linie an die Studierenden der Biologie und der mit ihr verwandten Wissenszweige, wie Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Pharmazie u. a. m. An speziellen Kenntnissen werden nur die allgemeinen Grundbegriffe vorausgesetzt.

... Das Buch enthält eine große Fülle von Tatsachen, die in ausgezeichneter Weise gedanklich durchgearbeitet und übersichtlich dargestellt sind. Literaturhinweise führen den, der tiefer in den Gegenstand eindringen will, auf den rechten Weg. Die Ausstattung ist eine vorzügliche. So kann das Buch denen, die sich in die Pflanzengeographie einarbeiten wollen, nur wärmstens als ein sicherer, zuverlässiger Führer empfohlen werden. ...

Die Heimat (Kiel). 1928, Nr. 2: ... ein Markstein in der Geschichte der Pflanzenforschung. ... Freuen wir uns, daß dieses Buch geschrieben worden ist und wünschen wir ihm eine weite Verbreitung! Es weist uns auf den Boden, auf dem wir stehen, auf die Heimat und ihr ureigenstes Kleid. Die Darstellung setzt keine besondere Fachkenntnis voraus. Die Bilder und Skizzen erleichtern das Verständnis.

Willi Christiansen.

Neue Zürcher Zeitung. 18. März 1928: ... Zweck dieser „Einführung" ist, wie der Verf. sagt, dem Anfänger den ersten Schritt auf dieses Gebiet zu erleichtern. Das Buch hält jedoch mehr, als es verspricht, denn es macht den Leser gründlich mit allen Zweigen der pflanzengeographischen Forschung bekannt. Der Verfasser, seines Zeichens Physiologe, hat entschieden die Gabe, sich rasch in neue Probleme einzuleben, das Wesentliche zu erfassen und in konzentrierter und doch flüssiger Sprache klar darzustellen. Die Illustration ist reich und geschickt ausgewählt. Das Buch gibt denn auch ein Bild vom modernsten Stand der Wissenschaft und den Arbeitsmethoden.

Dr. Ernst Furrer, Zürich.

Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen vom Standpunkt einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie aus. Von Dr. **Otto Stocker,** Bremerhaven. Mit 10 Abbild. auf einer Tafel. („Botanische Abhandlungen". Hrsg. von Karl Goebel, München. Heft 13.) 200 S. gr. 8° 1928 Rmk 12.—

Die ägyptisch-arabische Wüste. Von Dr. **Otto Stocker,** Bremerhaven. 12 Tafeln mit 18 Abbild., 13 S. Text, 8 Blatt Tafelerkl. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten und H. Schenck. Reihe 17, Heft 5/6.) 4° 1926 Rmk 8.—

Das Wadi Natrun. Von Dr. **Otto Stocker,** Bremerhaven. 6 Lichtdrucktafeln mit 8 Vegetationsbildern, 4 S. Text und 4 Blatt Tafelerkl. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten und H. Schenck. Reihe 18, 1.) 4° 1927 Rmk 4.—

Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo. Pflanzengeographisch dargestellt von **Rudolf Marloth.** Mit Einfügung hinterlassener Schriften von A. F. W. Schimper. Mit 192 Abbild. im Text, 28 Tafeln in Heliogravure und 8 geographischen Karten. („Wissenschaftl. Ergebnisse der Deutsch. Tiefsee-Expedition 1898—1899". Bd. II, 3.) IV, 436 S. gr. Fol. [34,5×25 cm] 1908 kart. Rmk 125.—

Inhalt: 1. Die allgemeinen Verhältnisse der Vegetation Südafrikas. 2. Allgemeine Pflanzengeographie Südafrikas. 3. Das Reich der Kapflora: Allgemeine Verhältnisse. Die Regionen und Formationen. 4. Die Wälder der Südküste. 5. Das zentrale Gebiet: Die Karroo. Das karroide Hochland. Das kleine Namaland. 6. Allgemeine Ökologie der der Pflanzen Südafrikas. 7. Der Ursprung der Kapflora.

Vegetationsbilder vom Nordrand der algerischen Sahara. Von Dr. **H. Brockmann-Jerosch,** Zürich, und Dr. **Arnold Heim,** Zürich. 6 Lichtdrucktafeln mit 8 Vegetationsbildern, 6 Seiten Text und 2 Blatt Tafelerklärungen. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten und H. Schenck. VI/4.) 4° 1908 Rmk 4.—

Trockensteppen der nördlichen und mittleren Kalahari. Von **Franz Seiner,** Graz. 6 Lichtdrucktafeln mit 8 Vegetationsbildern, 2 Seiten Text und 6 Blatt Tafelerklärungen. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten und H. Schenck. VIII/1.) 4° 1910 Rmk 4.—

Vegetationsbilder aus Südafrika (Karroo und Dornbusch). Von **Josef Brunnthaler,** Wien. 12 Lichtdrucktafeln mit 14 Vegetationsbildern und 13 Blatt Tafelerklärungen. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten und H. Schenck. IX/4—5.) 4° 1911 Rmk 8.—

Die Vegetation der Salzböden in der großen Halbwüste des Bundes d. S. S. R. Von Dr. **Boris Keller,** Prof. a. d. landwirtschaftl. Hochschule zu Woronesh. 6 Lichtdrucktafeln mit 10 Vegetationsbildern, 7 Seiten Text und 6 Blatt Tafelerklärungen („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten und H. Schenck. XVIII/8.) 4° 1928 Rmk 4.—

Mexikanische Cacteen-, Agaven- und Bromeliaceen-Vegetation. Von Prof. Dr. **G. Karsten** und Prof. Dr. **E. Stahl.** 6 Lichtdrucktafeln und 6 Seiten Text und Tafelerklärungen. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten u. H. Schenck. Reihe I, 8.) 4° 1903 Rmk 4.—

Die Verfasser schildern hier die extrem xerophile Vegetation, wie sie stellenweise auf den trockenen Kalkbergen des südlichen Mexiko vorkommt und deren Charakteristik in systematischer Hinsicht in der Vereinigung von stammsukkulenten Kakteen mit blattsukkulenten Agaven und lederig-dornigen Bromeliaceen besteht.

Mexikanische Nadelhölzer und nordmexikanische Xerophyten. Von Dr. **E. Stahl,** Prof. der Botanik an der Universität Jena. Je 6 Lichtdrucktafeln u. 10—14 Seiten Tafelerklärungen. („Vegetationsbilder". Hrsg. von G. Karsten u. H. Schenck. Reihe II, 3/4.) 4° 1904 Rmk 8.—